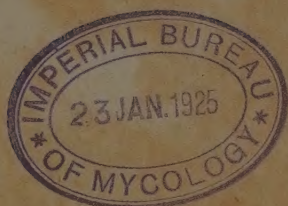


Books

CAB INTERNATIONAL
MYCOLOGICAL INSTITUTE
LIBRARY

IMI / Books / DUC ✓



SÉRIE A. N° 539

N° D'ORDRE : 1263

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

par Vital DUCOMET

PROFESSEUR DE BOTANIQUE

A L'ÉCOLE NATIONALE D'AGRICULTURE DE RENNES

1^{re} THÈSE. — Recherches sur le développement de quelques
champignons parasites à thalle subcuticulaire.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le _____ Juin 1907 devant la commission d'Examen

MM. G. BONNIER, Président.

DASTRE,

HAUG,

} Examineurs.

PARIS

LIBRAIRIE MÉDICALE & SCIENTIFIQUE

JACQUES LECHEVALIER

23, RUE RACINE, 23

1907

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen P. APPELL, *Professeur* Mécanique rationnelle.

Doyen honoraire G. DARBOUX, — Géométrie supérieure.

Professeurs honoraires { L. TROOST.
Ch. WOLF.

Professeurs LIPPMANN..... Physique.
BOUTY Physique.
BOUSSINESQ. Physique mathém. et calcul des probabilités.
PICARD..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
H. POINCARÉ..... Astronomie mathém. et mécanique céleste.
Y. DELAGE Zoologie, anatomie, physiologie comparée
G. BONNIER..... Botanique.
DASTRE Physiologie.
DITTE..... Chimie.
GIARD..... Zoologie, Évolution des êtres organisés.
KÖNIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
VÉLAIN..... Géographie physique.
GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
CHATIN..... Histologie.
PELLAT..... Physique.
HALLER..... Chimie organique.
H. MOISSAN..... Chimie.
JOANNIS..... Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET..... Physique — —
WALLERANT..... Minéralogie.
ANDOVER..... Astronomie physique.
PAINLEVÉ..... Mathématiques générales.
HAUG..... Géologie.
TANNERY..... Calcul différentiel et calcul intégral.
RAFFY..... Application de l'analyse à la géométrie.
HOUSSAY..... Zoologie
N..... Chimie biologique.
N..... Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
N..... Physique.

Professeurs-adjoints { PUISEUX..... Mécanique et astronomie.
RIBAN..... Chimie analytique.
LÉDUC..... Physique.
HADAMARD..... Calcul différentiel et calcul intégral.
MATRUCHOT..... Botanique.
MICHEL..... Minéralogie.
DAGUILLON..... Botanique.
BOUVEAULT..... Chimie organique.
BOREL..... Théorie des fonctions.

Secrétaire A. GUILLET.

RECHERCHES

SUR LE DÉVELOPPEMENT

DE QUELQUES CHAMPIGNONS PARASITES

A THALLE SUBCUTICULAIRE

par V. DUCOMET

INTRODUCTION

A. — HISTORIQUE

Les champignons parasites envisagés au point de vue spécial de leur mode de vie sont habituellement divisés en deux groupes. les *Ectophytes* et les *Entophytes*. le premier groupe ne comprenant que les *Erysiphées* ou *Oïdiums*, le deuxième englobant tous les autres.

Cette division commode est cependant loin de correspondre à la réalité des faits. Il est bien évident qu'avec la vie vraiment ectophytique il ne saurait être question de parasitisme.

Les *Erysiphées* ne sont pas ectophytes au sens absolu du mot ; la nutrition de leur thalle est assurée par le fonctionnement de suçoirs plongeant dans l'épiderme, réellement ou en apparence. Tenant compte du développement superficiel de leur mycélium, le qualificatif d'*Ectophytes* leur est simplement donné pour les différencier des autres ascomycètes, en même temps que des myxomycètes, chytridiacées, péronosporées, ustilaginées, urédinées, basidiomycètes qui eux sont nettement entophytes de par la majeure partie, sinon de la totalité de leur thalle.

La distinction entre *Ectophytes* et *Entophytes* est donc toute

relative ; elle fait simplement état d'une question de prédominance : les parasites ectophytes sont tous partiellement entophytes ; les entophytes sont parfois partiellement ectophytes (1).

Entre Ectophytes et Entophytes ou si l'on préfère à la base des Entophytes se place une catégorie de parasites depuis longtemps connus et dont la thalle se développe en entier dans l'épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques, nous voulons parler des exoascées du genre *Taphrina* (2).

Jusqu'à ces dernières années, on ne connaissait aucun autre parasite dont le thalle fut si étroitement localisé. Aussi, les Exoascées étaient-elles partout regardées comme formant une exception quant au mode de parasitisme.

En 1888 cependant E. L. Scribner signale l'extension du mycélium au dessous de la cuticule chez le *Fusicladium dendriticum* et l'*Actinonema Rosa* (3). Il se contente de signaler le fait sans s'arrêter longuement sur cette importante particularité biologique qui était jusqu'à lui restée inaperçue.

Quelques années plus tard, Boyer fait également connaître, et cela d'une façon beaucoup plus détaillée que Scribner le développement d'un hyphomycète : *Cycloconium oleaginum* Cast. dans les couches cuticulaires de la membrane épidermique (4).

Les faits annoncés et soigneusement décrits dans ce mémoire étaient tels que certains auteurs inclinaient à regarder ce curieux hyphomycète comme systématiquement apparenté aux exoascées (5).

En 1892, dans son travail d'ensemble sur les maladies du

(1) C'est bien le cas des Rhizoctones, pour ne citer qu'un exemple. Plus les recherches expérimentales se multiplient d'ailleurs et plus on voit s'accroître le nombre des types chez lesquels existe une phase ectophytique de durée et d'importance variables, phase saprophytique ou d'attente, préparatoire de la vie parasitaire.

(2) Voir SADEBECK (*Die parasitischen exoascen, eine monographie*)

(3). *Apple scab* et *Black-spot* ou *Rose leaves*, ni Report of the chief of the section of vegetable pathology.

(4) *Recherches sur les maladies de l'olivier* : le *Cycloconium oleaginum*, in ann. Ec. d'Agr. de Montpellier.

(5) Voir notamment : PHILLIEUX *Maladies des plantes*, t. II, p. 362 « Le mode si particulier de végétation du mycélium du *Cycloconium oleaginum* paraît rapprocher ce petit champignon bien plus des Exoascées que des Sphériacées (*loc. cit.*) »

pommier et du poirier (1). Dangeard constate, sans s'y arrêter d'avantage, la localisation sous-cuticulaire du *Fusicladium dendriticum*. Confirmation est ainsi donnée de l'observation de Scribner dont le travail, de quatre ans antérieur au sien, paraît avoir été ignoré par l'auteur.

En 1899 enfin, Ravaz et Bonnet font des observations analogues au sujet du mycélium du *Guignardia Bidwelli*.

Avec ce champignon nous voyons intervenir un nouveau mode de parasitisme mixte et jusqu'à un certain point inverse de celui des exoascées du genre *Exoascus*. Si chez les *Taphrina* le thalle est entièrement sous cuticulaire comme nous savons maintenant qu'il l'est chez le *Fusicladium dendriticum* (Scribner 1888, Dangeard 1893), l'*Actinonema Rose* (Scribner 1888) le *Cycloconium oleaginum* (Boyer 1891), s'il est d'abord profond pour ne devenir que plus tard sous cuticulaire chez les *Exoascées*, chez le *Guignardia Bidwelli* au contraire, il s'étend tout d'abord sous la cuticule pour devenir profond plus tard.

Nous avons donc maintenant parmi les parasites entophytes des types à thalle sous cuticulaire (*Taphrina*, *Cycloconium*, *Actinonema*, *Fusicladium*) des types à thalle profond (la généralité des parasites) et un type mixte, à mycélium d'abord sous cuticulaire, profond par la suite.

Ces quelques faits connus, il était permis de supposer que bien d'autres représentants de cet immense groupe des Sphériacées (*sens lat.*) pouvaient avoir un mode de vie comparable.

Combien peu d'Ascomycètes parasites ont été en effet aussi soigneusement étudiés que le parasite du Black-Rot ? Et cependant ce n'est qu'au moment où l'on croyait l'histoire de son développement complètement élucidée, au point de vue morphologique du moins, que l'on s'est aperçu de la si curieuse localisation du thalle à son début.

C'est qu'en effet on se borne trop souvent, dans l'étude des champignons parasites, à rechercher l'organisation et le développement de l'appareil fructifère, ce qui n'empêche pas qu'en raison de la fréquente multiplicité des formes reproductrices, beaucoup de faits restent ignorés chez la plupart des espèces.

1) In *Le Botaniste*.

(1) *Recherches sur le Black Rot*, in ann. Ec. d'Agr. de Montpellier.

Le développement du thalle est encore plus mal connu que celui de l'appareil reproducteur. C'est à peine si l'on sait exactement chez la plupart des types comment vit le mycélium, s'il est intra ou intercellulaire, si la nutrition se fait par osmose générale ou dans des régions morphologiquement ou fonctionnellement différenciées (suçoirs).

Il faut bien reconnaître d'ailleurs qu'en admettant même que les anciens mycologues se fussent moins étroitement cantonnés dans le domaine de la spécification, les méthodes de technique dont ils pouvaient disposer auraient été insuffisantes pour mettre en lumière les particularités présentées par le thalle aux divers stades de son évolution.

Il n'en est plus de même aujourd'hui. Grâce à l'emploi des méthodes de coloration que les belles recherches de Mangin ont pu asseoir sur des bases rationnelles, ce qu'il était à peu près impossible de rechercher il y a quelques années à peine devient chose relativement simple maintenant. L'histoire du développement complet des champignons parasites peut, dans ses traits généraux du moins, être abordée avec succès, à la condition de ne pas reculer devant les difficultés résultant de la multiplicité des matériaux à examiner et de la détermination de la méthode de technique qui convient le mieux à chaque cas particulier.

Il va sans dire que le développement du thalle dans les couches superficielles paraît à priori beaucoup plus facile à suivre que dans les tissus profonds : Il n'en est pas moins intéressant pour cela.

Il s'en faut d'ailleurs que cette facilité soit aussi grande qu'on pourrait le supposer de prime abord. Entre autres facteurs, l'étroitesse du champ d'action du parasite, l'affaissement des tissus consécutif à la mort de leurs éléments constitutants, l'impossibilité où l'on se trouve souvent d'étudier les altérations à leur début, viennent singulièrement diminuer la facilité d'observation. Et il n'y a pas lieu de trop s'étonner des erreurs en apparence grossières qui ont pu être faites par des auteurs cependant bien familiarisés avec les études de pathologie végétale.

Ce développement du thalle dans les couches superficielles sera suivi avec tout le soin possible dans onze espèces, les unes déjà connues, les autres nouvelles. Nous y comprenons les

quatre espèces déjà citées et dont la localisation du thalle a été signalée avant nous. Il nous a paru indispensable d'en reprendre l'examen à titre comparatif et surtout pour préciser certains points laissés de côté par les auteurs. Tous se sont à peu près uniquement contentés de signaler le fait en lui-même sans se préoccuper des rapports du parasite avec son hôte, sans rechercher à préciser le mécanisme de la pénétration et de l'extension des filaments mycéliens, sans se préoccuper surtout des variations morphologiques du thalle et à fortiori des causes de ces variations. Ce sont précisément ces questions qui font l'objet principal de ce travail que nous chercherons à faire synthétique en même temps qu'analytique.

D'ailleurs Ravaz et Bonnet seuls ont poursuivi leurs recherches avec les méthodes de coloration ; tous les autres observateurs se sont contentés de l'examen direct. D'un autre côté Boyer seul s'est préoccupé de la morphologie générale du thalle.

On voit d'après cette brève analyse qu'il était utile de reprendre l'examen des types connus avant que de chercher ailleurs.

Notre travail débutera donc par l'étude du *Cycloconium oleaginum* d'abord, du *Guignardia Bihwelli* ensuite, les seuls types qui aient été étudiés d'un peu près au point de vue tout spécial qui nous occupe, et à propos desquels nous aurons en somme peu de choses à ajouter au point de vue de l'analyse du thalle, de la simple observation du mycélium. Il n'en sera pas de même à d'autres point de vue et à fortiori pour les deux autres espèces : *Actinonema Rosa* et *Fusicladium dendriticum* dont la localisation sous cuticulaire a été simplement indiquée.

Le présent travail consiste dans une étude morphologique comparée de l'appareil végétatif de parasites voisins par leur mode de vie si ce n'est au point de vue systématique. Il nous a paru indispensable d'entrer, du moins à propos de quelques espèces, dans quelques développements au sujet de l'appareil reproducteur. Chez les hyphomycètes d'ailleurs — ils dominent — l'étude de l'appareil reproducteur est inséparable de celle de l'appareil végétatif. Cette étude nous révélera des faits intéressants et nous permettra même de relever quelques

erreurs fondamentales qui ne peuvent être imputées qu'à une observation trop rapide.

Nous aurons de plus à nous occuper de quelques espèces non décrites; il aurait été illogique, au premier chef de faire connaître en détail la constitution de leur thalle sans décrire l'appareil fructifère sur lequel seul on peut se baser pour les classer à leur juste place.

Nos recherches ayant porté sur l'étude morphologique des parasites dans leurs rapports avec la plante hôte, il nous a en outre paru intéressant d'examiner de près les deux associés

Après avoir étudié chaque type, une large place sera donc réservée à l'étude de ses effets, à l'examen des réactions morphologiques et chimiques de la part de l'hôte. Nous serons ainsi amené à signaler des faits nouveaux touchant les modifications chimiques des membranes des cellules réagissantes. Les détails manquent complètement sur cet important sujet dans la littérature pathologique. Il y avait une raison de plus pour nous décider à orienter une partie de nos recherches dans cette voie.

Ce travail est extrait d'un ensemble de recherches sur le parasitisme des champignons commencées à la station de pathologie végétale de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Montpellier dirigée par M. le professeur Boyer auquel nous sommes heureux de témoigner ici l'assurance de notre plus vive gratitude, et poursuivies dans notre Laboratoire de l'Ecole de Rennes. M. Chigot, stagiaire, a bien voulu collaborer à l'étude d'une des espèces les plus intéressantes décrites dans ce mémoire, le *Fusarium hordearium* sp. nov. A lui également s'adressent nos plus chaleureux remerciements.

B. — TECHNIQUE.

Les thalles bruns ont été étudiés après traitement à chaud par les acides lactique chlorhydrique ou azotique. L'acide chlorhydrique présente l'inconvénient de provoquer un gonflement par trop prononcé des éléments mycéliens et surtout des cellules de l'hôte: Nous nous en sommes plutôt tenu à l'emploi de l'acide lactique lorsque la coloration était faible, de l'acide azotique lorsqu'elle était très foncée.

Le procédé à l'acide lactique consiste simplement à porter les coupes transversales ou tangentielles dans une goutte d'acide à 20° directement sur porte-objet et à soumettre ces coupes à l'ébullition pendant quelques instants, après recouvrement par le couvre-objet. La même goutte d'acide lactique sert de médium.

Ce procédé donne surtout de bons résultats pour des coupes transversales fines; il présente le grand avantage de distendre les parois des cellules mortes affaissées par dessiccation.

Le procédé à l'acide azotique est habituellement meilleur pour les coupes tangentielles lorsque le mycélium et les tissus sous-jacents sont vivement colorés en brun. Il est surtout recommandable pour l'étude des échantillons secs, à cause de la teinte brun foncé prise par le contenu des cellules de l'hôte même saines.

Des coupes larges sont portées à l'ébullition dans l'acide pur, directement sur porte-objet, pendant quelques secondes. Lorsque la couleur brune a presque complètement disparu pour faire place à une légère teinte jaunâtre, elles sont lavées à l'eau, puis soumises à l'action de l'acide lactique, tout comme précédemment. Les nombreuses bulles d'air produites sous l'action de l'acide azotique disparaissent en même temps que les tissus s'éclaircissent définitivement. L'acide lactique sert encore de médium.

Avec ces mêmes mycéliums bruns ou brunissants, les coupes transversales peuvent aussi être traitées par l'Eau de Javel pour être ensuite colorées au rouge Congo.

Les coupes sont laissées dans l'Eau de Javel diluée pendant plusieurs heures. Après lavage à l'eau distillée d'abord, puis à l'eau légèrement alcalinisée à la soude, elles sont déposées dans une solution aqueuse concentrée de rouge Congo. La fixation du colorant est rapide et énergique; après une demi-

heure de séjour dans le bain colorant, on les retire pour les laisser dégorger dans l'eau alcalinisée pendant douze heures au moins, puis on les monte dans la glycérine neutre ou légèrement basique. Au bout de quelques jours la préparation est bien éclaircie ; le mycélium est vivement coloré en rouge alors que les membranes cellulaires de l'hôte sont seulement colorés en rose chair.

Après coloration par le rouge Congo, on peut aussi monter les coupes dans l'acide lactique à chaud. La couleur rouge vire au bleu, il est vrai, mais le gonflement des membranes par l'acide permet parfois de mieux suivre la progression du mycélium à leur intérieur.

Les mycéliums incolores ont été étudiés presque exclusivement par la méthode du Bleu coton et par la méthode de la Benzoazurine (1).

La méthode du bleu coton est plus simple et surtout plus rapide, mais elle donne de moins belles préparations que la méthode de la benzoazurine. Les coupes transversales fines demandent cependant à être de préférence traitées par cette méthode. Il en est de même pour les coupes tangentielles lorsque le thalle primitivement incolore vire progressivement au brun. La fixation du bleu coton exige en effet l'emploi de l'acide lactique qui dans ce cas agit comme précédemment, comme s'il était seul.

Les coupes sont chauffées directement sur porte objet dans une goutte de bleu coton en dissolution concentrée dans l'acide lactique à 20° ; elles sont ensuite reprises, lavées et montées dans l'acide lactique qui à chaud enlève le colorant non fixé.

Pour plus de rapidité les coupes peuvent se colorer en nombre dans un bain commun de bleu coton et être également éclaircies dans un bain lactique commun.

La méthode de la benzoazurine ne peut guère être employée avantageusement que pour des coupes tangentielles, en raison de la violence des réactifs précédant la coloration. On peut il est vrai opérer sur des tissus massifs que l'on durcira après

(1) Dans divers cas, le rouge de Ruthénium (oxychlorure de ruthénium découvert par Joly et employé pour la première fois par Mangin (C. R. 1893) a été utilisé avec avantage surtout pour l'examen des coupes transversales (solution aqueuse très légère, montage à la glycérine).

coloration pour y pratiquer ensuite des coupes transversales fines ; mais ces coupes sont très difficiles à réussir, en raison de la fragilité des tissus.

Les coupes tangentielles sont soumises à l'action de l'acide azotique pur pendant un temps variant de vingt minutes à une heure et demie. On les lave ensuite très soigneusement à l'eau, puis à l'alcool pour chasser les bulles d'air provoquées par l'action de l'acide ; on les passe dans de l'eau additionnée de quelques gouttes d'une solution alcoolique de potasse, puis on les porte dans un bain de potasse en solution alcoolique saturée pendant un temps égalant le temps de séjour dans l'acide azotique, on les lave de nouveau à l'eau alcoolisée puis à l'eau acidulée à l'acide acétique pour les porter ensuite dans une solution aqueuse concentrée et *acide* de benzoazurine (1). Après quelques heures de séjour, de six à douze, les fragments sont colorés d'une façon très intense ; on les laisse dégorger dans l'eau acidulée à l'acide acétique et on les transporte dans un bain d'acide lactique que l'on chauffe, en évitant le dégagement de trop abondantes vapeurs, jusqu'à transparence des fragments. Ils ont pris à ce moment une teinte violacée bleuâtre à peu près uniquement due à la fixation du réactif sur les filaments mycéliens. Les membranes de l'hôte restent à peine colorées et le contenu des cellules a disparu sous l'action successive de l'acide azotique et de la potasse si l'opération a été bien conduite.

Les échantillons facilement décolorables par l'alcool comme les feuilles de vigne ou de géranium gagnent à subir l'action de ce réactif à chaud ou plus prolongée à froid. La durée

(1) Notre méthode diffère donc de celle que préconise Mangin^(*). On sait que Mangin fait agir la benzoazurine en bain *alcalin* en mélange avec la rosaurine, celle-ci colorant le mycélium, la benzoazurine se fixant sur le substratum.

Nous avons cependant parfois utilisé ces réactifs, soit après l'action successive de l'acide azotique et de la potasse, soit après la potasse seule, suivant le degré de résistance du contenu cellulaire du substratum, soit encore après l'action de la potasse succédant à la macération dans l'acide chlorhydrique chloraté ainsi que le recommande l'auteur. La décoloration lente par l'eau de Javel précédant toujours l'action de la potasse a également été substituée dans quelques cas échantillons secs de Black-rot^(*) aux réactions précédentes.

La coloration par le bleu d'aniline en bain *acide* a également été essayée, mais d'une manière générale, nous avons préféré recourir à la *benzoazurine acide* et à l'acide lactique. Les préparations sont plus nettes et plus faciles à étudier dans les détails, grâce au gonflement des membranes et à la plus grande transparence des tissus.

(*) Recherches anatomiques sur les Péronosporees, in *Bull. soc. Hist. nat. d'Autun*, 1895

d'action de l'acide azotique et de la potasse sera ainsi réduite.

La coloration est, cela va sans dire, d'autant plus facile à réussir que les tissus sont moins épais. Aussi les coupes tangentielles doivent-elles être les plus fines possible. Lorsque l'épiderme se décolle mécaniquement avec facilité, l'écorchage remplace avantageusement les coupes au rasoir.

Avec des feuilles minces et décolorables par l'alcool, on peut se dispenser de faire des coupes; des lambeaux entiers peuvent être directement soumis à l'action des réactifs indiqués.

Avec ces méthodes de coloration par le bleu coton ou la benzoazurine la conservation des coupes peut-être assurée par l'emploi de la gélatine glycérinée comme médium. Cette même conservation est également assurée par l'acide lactique à la condition d'opérer un lutage soigné au Maskenlack.

Le séjour prolongé dans le médium est utile, pour se rendre compte de certains détails d'organisation des filaments mycéliens qui ne se font jour que peu à peu, à mesure que la coloration s'atténue.

Le procédé bactériologique classique decoloration par le violet de gentiane aqueux est particulièrement bon à employer pour l'étude des petites spores incolores du *Fusarium Hordearium*.

La coloration de la cuticule par la fuchsine ammoniacale suivie de l'action de l'alcool chlorhydrique pour enlever l'excédent est d'un précieux secours pour mettre en évidence la localisation du thalle.

Le Sudan III en solution alcoolique est encore plus avantageux à employer. Il permet d'obtenir une double coloration nette en le faisant agir après l'action du bleu coton lactique (coupes transversales et tangentielles).

L'acide lactique agissant après la coloration par le sudan et aussi l'acide chlorhydrique agissant après la fuschine ammoniacale permettent de suivre la cutinisation de la membrane épidermique.

Ces deux mêmes colorants, le deuxième surtout sont avantageusement employés dans l'étude de la subérification. La teinture alcoolique d'Alkanna a été également employée à cet effet; elle donne de bien moins belles préparations.

La lignification des membranes a été étudiée par la fuchsine ammoniacale, le chloroiodure de zinc, la phloroglucine chlorhydrique et le sulfate d'aniline sulfurique.

CHAPITRE PREMIER

CYCLOCONIUM ÆLEOGINUM Cast (1)

(PLANCHE I)

A. — INTRODUCTION.

La remarquable étude publiée par Boyer (2) nous dispense d'insister sur les caractères extérieurs de la maladie causée par ce parasite. Elle est facilement reconnaissable aux taches grisâtres circulaires qui se manifestent à la face supérieure (3) des feuilles à partir de septembre de la première année. D'une teinte uniforme au début, la couleur se dégrade peu à peu au centre où peut reparaître la couleur verte de la feuille : la périphérie seule conserve l'aspect pousseux suivant une couronne circulaire qui s'étend progressivement jusqu'à donner à l'ensemble une surface atteignant parfois un centimètre, un centimètre et demi et même davantage chez les variétés à larges feuilles comme la *Lucques* ou l'*Amellaou*. Dans la plupart des cas cependant, au cours de l'été qui suit l'invasion, le centre passe progressivement au brun pâle, au fauve clair ou même à la teinte feuille morte, ce qui a permis à Thümen, qui a donné une courte description de la maladie, de comparer ces taches âgées aux ocelles des plumes de paon (5) ; elles ressemblent assez bien en effet à des yeux.

Thümen et bien avant lui Castagne avaient fait connaître

(1) Castagne qui le premier a décrit le champignon (*Catal. pl. env. Marseille 1845*) écrivait *oleaginum*. On a depuis changé l'orthographe du nom spécifique en *æleoginum* (Sac. Syll., IV., p. 343).

(2) Op. cit.

(3) Les altérations de la face inférieure sont beaucoup plus rares. Il s'agit la plupart du temps de taches supérieures marginales qui se complètent du côté inférieur (l'ensemble étant circulaire). De temps à autre aussi, la nervure médiane est attaquée du côté inférieur, surtout au voisinage du pétiole : la tache est alors très étroite ; elle ne déborde guère le cordon nervien.

(4) Die pilze der Oelbäume (*Bull. soc. Ital. di Sc. nat. Trieste*, 1883).

(5) La maladie est distinguée en Toscane sous le nom vulgaire d'*occhio di pavone* (Mottarale, ann. R. Sc. Supér. d'agric. in Portici, 1901. Les Italiens emploient cependant plutôt l'expression de *vaiuolo*, les altérations étant comparées à des taches de petite vérole (*Garuso — Agr. Ital 1894, Brizi — Staz. sper agr. Ital. 1899*).

le champignon dans son appareil fructifère qui le fait classer dans le groupe des Hyphomycètes (*Démultiées Didymosporées* de Saccardo (1). Après eux Boyer d'abord (2), Brizi ensuite (3), se sont attachés à l'étude du développement de l'appareil végétatif, développement qui fait de suite penser aux exoascées avec lesquelles notre parasite n'est cependant nullement apparenté.

B. — COUPES TRANSVERSALES.

Des coupes transversales montrent le mycélium localisé dans les couches cuticulaires. Boyer l'a étudié directement sans réactif aucun et sans se préoccuper de la constitution du substratum. C'est précisément pour ces deux raisons que nous avons cru devoir en reprendre l'étude.

Le bleu coton lactique qui se fixe assez énergiquement sur le mycélium, employé seul ou de concert avec le Soudan, est d'un très grand secours dans l'étude du parasite (4). Au début du développement, le mycélium est constitué par de simples tubes courant dans l'épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques, membrane extrêmement épaisse et toute entière cutinisée sauf une mince lame interne restée cellulosique. Ces tubes très variqueux ne cheminent pas suivant un plan régulièrement horizontal : ils s'infléchissent au niveau des cloisons verticales des cellules épidermiques (*fig. 7, 9*) pour se relever au dessus de leur lumière. Cet infléchissement qui manque d'ailleurs de régularité n'est cependant jamais tel que le parasite sorte de la partie cutinisée : la mince lamelle cellulosique interne n'est jamais intéressée : elle paraît constituer une barrière à la marche envahissante du parasite.

Il arrive en effet qu'au dessous de l'épiderme normal se trouve de place en place une deuxième rangée de cellules formant un deuxième épiderme, une couche aquifère si l'on veut (5).

(1) Syll. fung. vol. IV, 1886.

(2 et 3) Op. cit.

(4) Le rouge de ruthénium est aussi avantageusement employé surtout pour montrer le percement de la cuticule par les portions fertiles.

(5) Nous pouvons lui donner ce nom par analogie avec l'assise sous-épidermique continue que l'on rencontre toujours chez d'autres plantes xérophiles telles que le Houx et le Laurier-rose. Nous noterons en passant que ces branches ou fragments de zone aquifère ne se montrent pas avec la même fréquence chez toutes les variétés. Les variétés à feuilles larges comme l'*Aschmann* présentent cette particularité bien plus rarement que les angustifoliées telles que la *Ventaria*. Mais c'est chez le type sauvage dont les feuilles sont encore plus étroites que le dédoublement de l'épiderme est le plus fréquent. On a là une preuve manifeste de l'influence du milieu sur la structure en même temps qu'un sérieux indice d'évolution régressive quant à la xérophilie. Les caractères xérophiles se sont atténués par la culture, les stations d'implantation artificielle étant d'une façon générale moins pauvres en eau que la station naturelle et le travail du sol rendant créer le milieu moins sec. Mais comme, même chez le type sauvage, l'assise aquifère sous-épidermique n'est jamais continue, il est bien permis de regarder l'espèce comme moins xérophile aujourd'hui qu'à l'origine.

Ces éléments sous épidermiques (*e*² *fig.* 6) quelquefois reliés à l'épiderme par une épaisse membrane cutinisée ont plus fréquemment leur paroi externe mince et cellulosique tout comme la membrane épidermique interne. or, ni dans un cas ni dans l'autre cette membrane de réunion ne se trouve intéressée par le mycélium.

Tout nous porte à penser que dans le premier cas la constitution chimique de l'épaisse membrane *m* (*fig.* 6) est favorable à la nutrition du champignon puisqu'elle ne diffère pas de celle de la membrane épidermique externe; son invulnérabilité ne nous paraît qu'occasionnelle, motivée qu'elle est par impossibilité d'accès pour raison d'ordre chimique.

La figure 7 représente un filament mycélien vu en long. La figure 9 montre au contraire des sections qui par leur réunion présentent encore la même disposition. Plus tard avec le développement du thalle, et cela par suite de la corrosion progressive de la membrane, il sera souvent difficile de voir une orientation du mycélium dictée par l'épiderme (*fig.* 5 et 6), mais il arrive aussi que cette disposition originelle persiste jusqu'à la fin. La figure 10 en représente un exemple particulièrement intéressant en ce sens que plusieurs filaments mycéliens s'y montrent superposés. Si d'une façon générale en effet, le thalle ne comprend qu'une seule assise d'éléments, il se forme de temps à autre des ébauches de pseudoparenchyme; les amas stromatiques ne sont cependant jamais bien développés; ils ne comprennent jamais plus de trois assises.

La plupart du temps, cela du moins lorsque le thalle ne comprend qu'une seule assise de filaments mycéliens, la membrane épidermique dans laquelle il se trouve inclus n'est pas sensiblement plus épaisse que dans les régions saines. Ce fait seul montre que la progression du mycélium se fait uniquement par voie chimique; les filaments digèrent à mesure le substratum sans exercer de pression ni dans un sens ni dans l'autre. C'est au moins partiellement la raison pour laquelle le mycélium est irrégulièrement variqueux; c'est aussi la raison pour laquelle à l'examen direct, sur des coupes traitées à l'eau de Javel, les sections du mycélium apparaissent comme de simples trous creusés dans la membrane (*fig.* 8). Le rouge Congo qui se fixe avec sa couleur propre sur la périphérie de ces trous alors qu'il teint en jaune clair le substratum cutinisé les met bien en évidence.

Dans la région à pseudoparenchyme, au contraire, l'épaisseur totale de la membrane épidermique se trouve accrue et parfois dans des proportions notables (*fig.* 10). Cet accroissement se manifeste des deux côtés; les cellules épidermiques s'affaissent légèrement en même temps que s'exerce en sens contraire une pression verticale refoulant vers l'extérieur la deuxième

moitié de la membrane. Les deux bandes supérieure et inférieure au mycélium se montrent dans ces régions avec la même épaisseur qu'ailleurs ou à peu près. Il semble d'après cela que le substratum soit par places plus capable d'assurer la nutrition du parasite qu'ailleurs. Il s'agit en réalité de simples régions de chevauchement ou de ramification des filaments mycéliens dont certains au moins prennent ailleurs leur nourriture.

Le mycélium est donc exclusivement localisé au sein de la portion cutinisée de la membrane épidermique. Pourquoi cette localisation qui aboutit à la division de cette épaisse couche superficielle en deux lames superposées, l'externe assez souvent un peu plus épaisse que l'interne ?

Les réactifs spécifiques de la cutine tels que le Soudan colorent l'ensemble de la cuticule d'une manière à peu près uniforme, la teinte est cependant un peu plus pâle du côté de la cavité des cellules. Mais si les coupes colorées sont traitées par l'acide lactique, on voit la teinte s'atténuer plus rapidement jusqu'à disparaître du côté inférieur. Dans les régions intéressées par le mycélium la portion inférieure se colore bien moins vivement que la supérieure. La culinisation n'est donc pas foncièrement homogène malgré les apparences ; il y a possibilité de distinction de cuticule et couche cuticulaire.

Des réactifs divers vont d'ailleurs nous révéler des différences de composition plus nettes.

C'est ainsi que le sulfaté d'aniline sulfurique colore la portion extérieure au mycélium en jaune clair, ce qui paraît dénoter la présence de traces de lignine non décelable par les autres réactifs spécifiques, tels la phloroglucine chlorhydrique. La teinte va en s'estompant de la périphérie vers le centre ; mais sur les feuilles âgées on arrive néanmoins à voir la couleur jaune, très légère d'ailleurs, se fixer sur une surface délimitant un dôme en face de chaque élément épidermique. D'autre part la portion inférieure de la cuticule réagit seule vis à vis des colorants des composés pectiques (Rouge de ruthénium, Phénosafranine).

Le rouge Congo colore nettement la moitié inférieure et à l'inverse du Soudan il se fixe bien plus énergiquement dans les régions malades que dans les régions saines.

Le réactif de Schiff (fuschine décolorée par le bisulfite de soude) que Gêneau de Lamarlière a le premier employé en histologie végétale (1) teint aussi en violet cette même région inférieure au mycélium. Sur la face inférieure la différence de teinte est moins nette, sauf cependant suivant une étroite bande

(1) Sur la présence dans certaines membranes cellulaires d'une substance à réactions aldéhydiques. (*Rull. Soc. Bot.* 1903)

marginale qui participe de la structure de la face opposée. Si la coloration est plus forte du côté de la cavité des cellules, elle s'étend en s'estompant à peu près sur toute l'épaisseur de la membrane. La portion tout à fait extérieure seule ne réagit pas mais il n'existe pas entre les deux une ligne de démarcation aussi nette que sur la face supérieure. Ce n'est qu'au dessous de la nervure médiane qu'il reste une bande incolore large et nette comme sur le limbe supérieur.

Le Soudan permet au contraire de distinguer nettement une cuticule relativement mince et une couche cuticulaire qui réagit bien moins vivement que du côté supérieur.

Ajoutons que dans la région infranervienne à cellules épidermiques très proéminentes, le Schiff (comme le Soudan d'ailleurs) se fixe en même temps sur les épaisses cloisons verticales, et même, très irrégulièrement il est vrai, sur la paroi inférieure. Cette particularité est bien moins prononcée et plus rare sur la face supérieure ; on ne l'observe que vers le pétiole là où il existe du collenchyme suprafasciculaire ; on sait que ce collenchyme disparaît beaucoup plus tôt du côté supérieur que du côté inférieur, à mesure qu'on avance vers le sommet de la feuille.

De multiples raisons d'ordre chimique paraissent donc agir de concert pour déterminer la situation du thalle. Ces mêmes raisons nous paraissent devoir expliquer la rareté d'attaque de la face inférieure et lorsque cette attaque existe, la particulière vulnérabilité de la portion marginale et de la région nervienne (1).

Des diverses substances qui paraissent intervenir, le plus grand rôle paraît être joué par celles que colore le Schiff (aldéhyde).

Si l'on examine avec soin des coupes traitées par le rouge de ruthénium (de préférence après décoloration à l'eau de Javel) on voit que le mycélium, bien qu'adossé à la portion colorée, est à tout instant immergé dans la région externe restée incolore. Dans les coupes colorées au Schiff, le thalle âgé est aussi exactement appliqué sur la couche colorable, mais en examinant comparativement des feuilles saines, il est aisé de se rendre compte qu'à un certain moment la teinte déborde sur le côté des filaments ; au début d'ailleurs, les filaments situés toujours à la partie externe de la région colorée sont entièrement immergés dans cette même région ; ce n'est que peu à peu que la teinte disparaît extérieurement à eux. Cette disparition ne se fait pas par simple atténuation ; la couleur violette passe peu à peu à une teinte rougeâtre ou même orangée qui pâlit de plus en plus et bientôt s'évanouit.

(1. Il faut évidemment aussi tenir compte des poils qui rendent l'infection plus difficile en diminuant la facilité d'accès et de germination des spores.

Il est en outre intéressant de constater que du côté inférieur, la couleur violette est toujours plus pâle dans les régions intéressées par le mycélium que dans les régions saines, ce qui dénote une action chimique à distance. Le même phénomène a d'ailleurs été signalé plus haut à propos des réactifs de la cutine.

A la progression du thalle correspondrait donc une *décultinisation* partielle (saisissable du côté inférieur) en même temps qu'une diminution dans la proportion des substances colorables par le Schiff (*désaldéhydisation* ?)

C. — COUPES TANGENTIELLES (1).

Chauffées dans le bleu coton lactique, ces coupes ne nous montrent (*fig. 13*) que la projection des extrémités sporifères sous la forme d'ouvertures circulaires à bordure mince vivement colorée en bleu, la coloration allant en s'estompant vers la périphérie, par suite de l'étranglement que nous ont montré les coupes transversales au voisinage du point de sortie du rameau fructifère. Les spores et leur support se présentent avec une teinte jaune verdâtre non modifiée par le bleu coton, mais simplement pâlies sous l'action de l'acide lactique, par suite du gonflement de la membrane. L'eau de Javel les décolore lentement et elles peuvent alors être teintées par le rouge Congo tout comme le mycélium ainsi que nous l'avons vu plus haut.

Si au lieu de faire agir le bleu coton, on emploie la benzoazurine suivant la méthode plus haut exposée, tout le mycélium apparaît vivement coloré (2), la portion de membrane extérieure à lui étant devenue parfaitement transparente. Ce n'est que par suite de l'opacité naturelle de cette couche et surtout par suite de sa faible perméabilité que le bleu coton ne donne pas les résultats que l'examen des coupes transversales aurait permis d'espérer.

La figure 1 représente à un faible grossissement la périphérie d'une tache. On y voit les filaments mycéliens se ramifiant beaucoup au fur et à mesure de leur progression, de façon à accroître circulairement la surface d'action du parasite. La plupart du temps ces divers filaments cheminent isolément en

(1) C'est sans doute sur des coupes tangentielles que l'ont étudié les premiers auteurs qui en décrivent le mycélium comme superficiel. Saccardo (*Syllog.* IV, p. 343) tient compte de cette particularité de situation dans la diagnose du genre établie d'après le travail de Thümen plus haut cité *Mycélium circumatum epiphyllum, fugax*. Il y est parlé de fugacité du mycélium, ce sur quoi Saccardo revient d'ailleurs dans la diagnose de l'espèce (*Mycelio vel stromate circumato fugacissimo*). Il y a là une erreur d'observation due sans nul doute à ce fait que les taches pâlisent, se dégradent, perdent la faculté de produire des spores à partir du centre en même temps qu'elles s'agrandissent par les bords.

(2) On peut également employer le rouge de ruthénium qui se fixe avec une particulière énergie sur les portions sporigènes.

direction rayonnante, suivant un seul et même plan, mais il arrive aussi que des chevauchements se produisent. les coupes transversales nous l'ont déjà montré (*fig. 9 et 10*). D'une façon générale les espaces libres augmentent d'amplitude du centre à la périphérie, mais sur les taches anciennes on peut voir (*fig. 4 m et n*) ces espaces presque réduits à zéro. C'est que l'accroissement des taches n'est pas illimité ; nous avons dit au début que les surfaces d'attaque n'excédaient pas un centimètre et demi de diamètre ; elles restent même bien souvent fort au-dessous de ces dimensions. A un moment donné, en effet, l'activité rayonnante du mycélium cesse, ou dans tous les cas s'atténue beaucoup ; la poussée protoplasmique s'exercera désormais presque entièrement sur les côtés, de façon à tendre à remplir les vides laissés par les premiers filaments. Il y a eu somme tout d'abord une *prise de possession* du terrain suivie d'une phase dernière de *remplissage*. Mais le remplissage est également progressif ; il commence dès le début, de telle sorte que pratiquement la distinction des deux phases est souvent fort mal aisée. Pendant les premiers temps du développement, la tendance à l'expansion superficielle rayonnante l'emporte simplement sur la tendance au remplissage alors que l'inverse se produit quelque temps après (1). C'est dans cette dernière phase que se produisent les chevauchements locaux, que les paquets toujours peu épais de pseudoparenchyme en arrivent à se constituer.

Déjà sur les coupes transversales nous avons vu que le mycélium était toujours irrégulièrement variqueux : nous faisons la même constatation sur les coupes tangentielles (*fig. 2 et 3*). La figure 2 nous montre de plus qu'à aucun moment la direction des filaments mycéliens n'est réglée par l'architecture de l'épiderme, contrairement à ce que nous observerons chez la plupart des types qui font l'objet de ce travail.

Boyer a insisté sur le mode de ramification des filaments mycéliens.

« La ramification, dit-il (2), est terminale et se fait par dichotomie ».

(1) Le thalle se trouve finalement constitué par une lame circulaire à peu près continue dont les divers éléments sont radialement orientés d'une manière à peu près régulière quant à l'ensemble, mais assez fréquemment les taches deviennent confluentes. Or, bien souvent la symétrie radiaire perd alors de sa régularité au moins dans l'un des thalles. Les filaments de la périphérie se montrent déjetés, contournés, enchevêtrés même, très diversement orientés dans tous les cas. L'existence des deux phases est démontrée par cette simple observation. Il est clair que ces contours ne se seraient pas produits si l'accroissement s'était fait en bloc. Il faut bien qu'il y ait eu une *prise de possession* par des filaments qui venant butter contre un thalle premier occupant ont été forcément déjetés, ce qui a nécessairement entraîné un changement d'orientation dans le parcours des ramifications développées au cours de la deuxième phase. Les multiples courbures observées dans le thalle adulte sont la simple conséquence du manque de parallélisme dans l'évolution de ces ramifications.

(2) Op cit., p. 3 (Tirage à part).

tomie égale ou inégale. Dans ce dernier cas le rameau de droite et celui de gauche l'emportent alternativement l'un sur l'autre à chaque ramification, et la dichotomie sympodique est hélicoïde. Ou bien, pendant une série de deux ou trois bifurcations c'est sur les rameaux situés du même côté que l'allongement prédomine, et momentanément le sympode devient scorpioïde. De plus, le long du système ramifié, la dichotomie égale peut succéder à la dichotomie inégale et réciproquement. Tous les rameaux qui s'allongent peu ou sont dominés par les autres deviennent reproducteurs. Ils restent simples ou se dichotomisent et se terminent par une ampoule reproductrice.

Dans certains cas les sympodes hélicoïdes (*fig. 2*) ou scorpioïdes (*fig. 3*) sont en effet manifestes. La dichotomisation des extrémités est également visible chez beaucoup de filaments (*fig. 3 a*), mais lorsqu'on examine une surface étendue du thalle et qu'on en suit le développement progressif, on voit bien souvent la ramification s'irrégulariser. Il n'est pas très rare de voir des apparences de cyme bipare par suite du développement d'un troisième rameau (*fig. 3 c*) entre deux branches divergentes. L'extrémité peut donner de même plus de deux rameaux : tout dépend du milieu. Les extrémités mycéliennes sont irrégulières : elles présentent des sortes de courtes digitations qui augmentent la surface de corrosion et d'absorption et dont chacune est capable de donner naissance à un rameau. L'ensemble du filament est profondément variqueux : chacun des irréguliers renflements du tube peut à un moment donné évoluer en rameau. La ramification latérale dont Boyer ne parle pas se produit fréquemment, surtout à la fin du développement, durant la phase que nous avons appelée la phase de remplissage.

Au fur et à mesure que le thalle avance en âge, l'angle de divergence de ces rameaux latéraux diminue jusqu'à devenir nul, c'est à dire que la ramification en arrive à cheminer parallèlement au filament mère, à courir même au dessus ou au-dessous de lui. Cette ramification d'ailleurs ne se fera pas que suivant un plan horizontal, elle pourra se faire soit au-dessus, soit au-dessous, de façon à constituer toujours ces minces amas de stroma sur lesquels nous avons déjà insisté.

Cette disposition superposée peut même, rarement il est vrai, se montrer de très bonne heure et jusque chez les rameaux nés par dichotomie terminale (*b, fig. 3*).

Quant aux rameaux sporifères il est évident qu'ils sont dominés par les voisins, la formation de la spore correspondant à un arrêt de développement, l'ensemble végétatif et fructifère correspondant assez exactement à un rhizôme indéterminé.

Il semble bien jusqu'ici que la progression du thalle se fasse indépendamment de l'architecture du substratum. Sur

les taches anciennes cependant on peut voir çà et là, *au-dessous* du plan général du thalle à symétrie rayonnante, des rameaux plus grêles qui montrent une tendance très prononcée, presque exclusive, à cheminer exactement au-dessus des cloisons épidermiques verticales. Il y a tendance à formation d'un réseau sous-jacent moulé sur l'épiderme.

C'est dans la région nervienne que cet essai de réseau apparaît avec le maximum de netteté, toujours fragmenté cependant. Il est d'ailleurs à noter que dans cette région la lame mycélienne superficielle est plus irrégulière qu'ailleurs ; la phase de remplissage ou de recouvrement y est plus facile à saisir.

En outre les filaments mycéliens du premier plan tendent à s'orienter dans le sens même de la nervure ; les cellules épidermiques présentant elles-mêmes une certaine orientation dans le même sens.

A propos des coupes transversales nous avons parlé de chevauchements locaux conduisant à la production de paquets de pseudoparenchyme. Il ne s'agit cependant pas de véritables amas stromatiques, les filaments mycéliens conservant leur individualité propre. Dans les régions nerviennes au contraire, on peut observer parfois une stromatisation véritable. Des filaments mycéliens alors plus grêles se soudent réellement de façon à constituer des amas discoïdes qui arrivent à crever la cuticule en bloc, le champignon passant alors à la forme agrégés comme nous verrons le fait se produire dans les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum*.

D. — MYCÉLIUM INFÉRIEUR.

Nous nous sommes à peu près uniquement occupé jusqu'ici du thalle développé sur la face supérieure. Boyer le premier a indiqué le parasite sur la face inférieure, mais il n'a fait que constater le fait sans s'y arrêter.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, la plupart du temps les taches de la face inférieure sont la simple résultante d'une extension des taches supérieures, à moins qu'elles ne soient localisées sur la nervure auquel cas elles sont très étroites.

On est frappé, à l'examen des coupes tangentielles pratiquées dans cette région nervienne, par l'aspect du thalle qui paraît bien cette fois subordonné dans sa forme à l'architecture épidermique. Les cellules épidermiques sont assez régulièrement rectangulaires (1) : le thalle est constitué par un ensemble de

(1) Cette orientation est bien moins nette du côté supérieur.

filaments parallèles dans l'ensemble, la plupart d'entre eux cheminant au-dessus des cloisons. Cela est particulièrement net à la périphérie des taches ; à mesure qu'on se rapproche du centre, des ramifications se montrent qui ou bien tendent à cheminer parallèlement aux premiers filaments ou bien s'engagent dans les cloisons transverses, de façon à constituer un réseau à mailles parallélogrammiques. Néanmoins des filaments irréguliers, tortueux et bien souvent plus grêles, ne tardent pas à altérer cette quasi régularité. Insérés plus ou moins obliquement sur les filaments mères, ils restent souvent courts, que leur arrêt corresponde à l'apparition des spores ou que la poussée protoplasmique se reporte en arrière au profit de nouvelles ramifications. Ailleurs ils s'allongent beaucoup, chevauchent même les uns au-dessus des autres, ce qui rend le thalle encore plus diffus.

L'examen des coupes transversales nous donne la raison d'être de ces particularités. Ainsi que nous l'avons dit plus haut (page 19) les cellules épidermiques sont fortement surélevées dans la région infra-nervienne ; les piliers latéraux sont très épaissis du côté externe, ce qui donne à la cavité une section triangulaire allongée. Il faut noter en outre que la surélévation est très faible dans le sens transversal (sur coupes longitudinales). Or les premiers filaments manifestent une tendance presque exclusive à se loger dans la région cuticulaire correspondant au sommet des piliers, d'où leur parallélisme. Vu le très grand infléchissement de la membrane en ce point (1) on conçoit la difficulté qu'éprouveront les ramifications à s'étendre sur les côtés, bien que leur progression se fasse par corrosion. Il est facile de s'expliquer pourquoi le thalle développé dans cette région nervienne ne quitte guère cette situation : le passage de l'épiderme supra-nervien à l'épiderme normal étant brusque et non gradué, les particularités structurales décrites s'éteignant avec les rangées périphériques du collenchyme sous-jacent.

Quant aux chevauchements, à la multiplicité des rameaux courts, très étroits ou très variqueux notés sur les coupes tangentielles, l'explication en est donnée encore par l'épaisseur même de la membrane épidermique notablement plus grande que du côté supérieur, ce qui est d'ailleurs en relation avec la situation largement proéminente de la nervure.

Sur le limbe inférieur le thalle est encore différent. On sait que chez l'olivier, les stomates sont extrêmement nombreux. Ces stomates ne nous ont jamais paru intéressés par le mycélium. Les filaments les contournent ; ils perdent leur

(1) Le plan inférieur des thalwegs peut être plus bas que le plan supérieur des cavités cellulaires.

parallélisme ; la ramification s'effectue dans les régions interstomatiques et finalement l'ensemble du thalle est constitué par une trame mycélienne des plus irrégulières. Il est à noter en outre que tandis que sur la face supérieure les filaments se bifurquent fréquemment en deux branches évoluant à peu près parallèlement, sur la face inférieure au contraire un nombre parfois très grand, cinq, six et même davantage paraissent souvent partir du même point. Leur rapidité de développement sera d'ailleurs très variable, un filament considéré isolément peut donc être regardé comme porteur d'une série de verticilles interstomatiques. A mesure que le thalle avance en âge, cette disposition deviendra d'ailleurs masquée par la naissance de nouveaux ramuscules et finalement la lame mycélienne sera bien loin de présenter la régularité notée sur la page supérieure.

E. — FRUCTIFICATIONS.

A un moment donné, les fructifications apparaissent : elles sont intercalaires, les extrémités mycéliennes se recourbent plus ou moins obliquement, verticalement parfois, pour se faire jour extérieurement sous la forme d'une ampoule faisant suite à un étranglement et évoluant bientôt en une spore finalement bicellulaire (*fig. 11*). L'ampoule basilaire a donc la valeur d'un conidiophore ; un conidiophore vrai, toujours unicellulaire d'ailleurs, se montre quelquefois au-dessus de l'ampoule, mais c'est là un fait rare. Il arrive même, mais plus rarement encore que l'élément superposé à l'ampoule soit suivi d'un deuxième relativement très allongée, au lieu et place de la spore. On a ainsi un filament simplement renflé à la base qui ne deviendra jamais sporifère ; nous ne pouvons le considérer que comme un *retour de l'appareil sporifère à l'état végétatif*.

L'ampoule, avons-nous dit, est toujours superposée à un étranglement du mycélium, lequel étranglement fait souvent suite à une irrégulière dilatation (*fig. 12*) ; cela témoigne de la difficulté de perforation de la portion externe de la cuticule par les extrémités conidifères.

Grâce à la faible surface de contact de la spore avec son support presque sphérique, grâce aussi à l'étranglement inférieur de l'ampoule sporigène, la désarticulation se produit avec la plus grande facilité, de telle sorte que l'emplacement des conidies n'est désormais plus indiqué que par les petits orifices dont la moitié cuticulaire supérieure se trouve creusée (*fig. 13*). Les spores ne se montrent en place que dans leur jeune âge, à la périphérie des taches, et c'est de leur accumulation que dépend en grande partie la teinte d'un gris poussiéreux de cette zone. Les trous de sortie seuls se montrent

au centre de la tache d'où les spores sont parties ; la teinte devient pour ce fait moins foncée. Au delà de la région sporifère se montre de même une troisième zone plus claire correspondant cette fois à la région d'extension interne du mycélium. La surface de la tache se trouve ainsi décomposée en trois zones circulaires distinctes, mais passant progressivement de l'une à l'autre.

Les spores (il en est de même des ampoules supports) présentent une particularité structurale que Boyer a signalée sans s'y arrêter. « Les couches extérieures, cutinisées, de l'enveloppe se déchirent irrégulièrement... Par la déchirure s'échappe un tube mycélien blanchâtre (loc. cit.) Boyer n'a pas fait intervenir de réactifs colorants. Or, nous avons déjà fait remarquer que le mycélium se colore par le rouge de ruthénium surtout dans les régions sporigènes. Les spores mûres ne réagissent plus, pas plus d'ailleurs que vis-à-vis des colorants de la callose (Bleu coton et Benzoazurine). Mais le Soudan teint assez énergiquement la portion externe de la membrane ; la réaction étant surtout facile à saisir après traitement au Bleu coton lactique, le colorant se fixant sur le contenu et l'acide jouant le rôle d'éclaircissant. Cette observation permet donc d'affirmer le fait signalé mais non démontré par Boyer. Elle vient aussi à l'appui des idées de Mangin et de Gêneau de Lamarlière touchant la chimie de la cutinisation.

F. — ACTION SUR LES TISSUS.

Si l'on n'examinait que des taches jeunes on pourrait conclure à un défaut de réaction. On constate simplement un brunissement des cellules épidermiques et du sommet des éléments palissadiques sous-jacents. Ce brunissement est d'ailleurs irrégulier ; il débute par des plages irrégulières simplement indiquées par des punctuations à un faible grossissement.

Au dessous des taches anciennes, au contraire, on trouve toujours un liège plus ou moins épais, mais chimiquement différencié de très bonne heure. Nous en avons représenté un terme moyen (*fig. 5*) ; on voit que le cloisonnement s'est effectué à la partie inférieure de la première palissade. Bien souvent il est généralisé sur toute sa longueur et de temps à autre le sommet de la deuxième peut être intéressé.

Le cloisonnement méristématique est corrélatif d'un allongement des palissades, de la première presque exclusivement. L'hypertrophie n'est pas visible à l'œil mais elle n'en est pas moins très notable : elle atteint en moyenne les huit centièmes de l'épaisseur totale de la feuille d'après les nombreuses

mensurations que nous avons effectuées dans des conditions absolument comparables.

Bien souvent la différenciation chimique qui débute toujours par une lignification de la lamelle moyenne précède le cloisonnement. On peut s'en rendre compte par l'examen de la périphérie des laches où la teinte rose produite par la phloroglucine se constate simplement au sommet des éléments palissadiques qui ne se distinguent pas autrement des cellules saines. D'ailleurs il est facile de se rendre compte que dans une région à liège morphologiquement différencié, les réactifs de la lignine se fixent plus avant, vers l'intérieur du mésophylle, que les réactifs de la cutine (1).

Du côté de l'épiderme, les membranes palissadiques lignifiées sont un peu épaissies. Les coupes tangentielles comparées montrent que les méats se sont réduits à la fois par suite de cet épaississement et par suite d'un accroissement diamétral de la cellule difficile à saisir sur les coupes transversales. La teinte rouge de la phloroglucine n'apparaît au début que dans les portions angulaires des méats pour de là s'étendre à toute leur périphérie; au lieu de rester lisse, le pourtour de ces cavités méatiques se montre assez souvent recouvert de protubérances arrondies de diamètre variable qui peuvent se développer au point d'en amener l'obstruction plus ou moins complète (2).

Ce phénomène est donc analogue à celui décrit par Mangin au sujet des composés pectiques qui s'accumuleraient ainsi par exsudation (3). Il ne nous a cependant pas été possible de saisir le stade pectique qui précède probablement la lignification.

Il est en outre curieux de remarquer que dans les régions de réaction, les fibres de soutien sous épidermiques se montrent lignifiées. (Elles ne le sont pas dans les régions saines). La plupart du temps même la réaction débute par ces fibres pour de là gagner le parenchyme avoisinant. En outre la paroi inférieure des cellules épidermiques accolées aux fibres réagit habituellement comme elles vis-à-vis de la phloroglucine ce qui ne se produit presque jamais dans les régions purement parenchymateuses. On peut même s'assurer que la teinte des membranes des cellules palissadiques placées sur les côtés des fibres est plus prononcée dans les régions correspondant

(1) La réaction de la cellulose (par l'iode et l'acide phosphorique) est plus vive au voisinage des éléments cicatriciels.

(2) Tison a décrit et figuré des méats pareillement obstrués par des dépôts lignifiés (*lignine gommeuse*) dans la région de cicatrisation de la base foliaire de *Kelreuteria paniculata*. (Recherches sur la chute des feuilles, p. 53, pl. II, fig. 28).

(3) Recherches sur la distribution des composés pectiques.

à leur axe : c'est par là qu'elle débute et non pas exactement à leur sommet comme dans les régions interfibreuses (1).

Quant aux fibres, les coupe longitudinales ou mieux encore les dissections montrent que la lignification n'y est pas forcément homogène et progressive : elle débute bien souvent par des îlots qui se fusionnent peu à peu. Cela est particulièrement net lorsque la cavité axiale de ces fibres présente des dilatations. C'est dans les régions correspondant à ces dilatations que la lignification commence ; le contenu granuleux rougit par la phloroglucine tout comme la portion de bordure de la membrane. La lignification débute toujours ainsi du côté interne (*couche tertiaire* — voir Gaucher, op. cit. p. 44). La teinte rouge apparaît ensuite dans la lame moyenne (*couche miloyenne et couche primaire*) qui est ici bien distincte optiquement comme chimiquement. Ce n'est que plus tard que la *couche secondaire* sera intéressée par la lignification à partir de la *couche interne limitante (ou tertiaire)*.

De temps à autre, de préférence dans les régions à fibres, la portion de cuticule inférieure au mycélium se teint légèrement en rose, ce qui dénote un commencement de lignification d'autant plus visible que le traitement à la phloroglucine chlorhydrique donne à la portion extérieure une teinte verdâtre (2).

Sur la face inférieure la lignification cuticulaire est au contraire très fréquente et bien souvent il n'y a pas d'autre réaction. Dans le parenchyme lacuneux cependant il n'est pas rare de voir des fibres et des îlots de cellules irrégulièrement lignifiées sans cloisonnement.

Sur la face inférieure des nervures, la réaction chimique existe souvent seule et comme toujours la lignification précède la subérification. Les cellules de collenchyme se teignent énergiquement par la phloroglucine à partir des angles le long de la lamelle moyenne. Alors que le soudan ne colore que la première ou les deux premières assises sous épidermiques, la teinte rose de la lignine s'observe bien au delà, jusqu'au périclasme parfois, irrégulièrement il est vrai : les éléments écrasés du liber primaire eux-mêmes peuvent réagir par places.

(1) Baranetzki (*Epaississement des parois des éléments parenchymateux. Ann. Sc. nat.* 1886) a montré que lorsque deux cellules sont en contact, si l'une d'elles est lignifiée, la paroi qui lui est contigue se lignifie à son tour rapidement. C'est ce que l'on observe par exemple dans les éléments mous du liber voisins des cellules scléreuses dans le tilleul et l'*Alisma plantago*.

L'observation de Baranetzki et la nôtre concordent parfaitement.

(2) La lignification de cette région qui se teint par le schiff est d'autant plus intéressante que pour Gêneau de Lamarlière (op. cit.) cette réaction donne la preuve de l'existence de composés aldéhydiques. La lignine étant de même nature (Czapeck) il y aurait dès lors deux aldéhydes superposés à la cutine qui est elle-même superposée à des composés pectiques.

Lorsque la lignification réactionnelle arrive au péricidisme, on peut voir que les fibres de ce péricidisme se montrent par places beaucoup plus profondément lignifiées que dans les nervures saines.

Dans le bois, les vaisseaux peuvent même être partiellement obstrués par des dépôts colorables par la phloroglucine (lignine gommeuse). Point n'est besoin pour cela que le liber ait présenté des indices de réaction.

Il est en outre un détail qui mérite d'être pris en considération, c'est que dans la région libérienne comme dans le parenchyme extra péricidémique (au dessous du collenchyme) on voit la phloroglucine colorer çà et là non plus la lamelle moyenne des cellules, mais une mince lamelle interne fripée et plus ou moins complètement décollée d'avec le restant de la membrane. *La liquification se fait dès lors par apposition et non par imprégnation ou transformation interne* (1).

Il est curieux de remarquer que la membrane des cellules ainsi revêtues d'une lamelle interne de lignine reste souvent incolore sous l'action de la phloroglucine. Par contre, de temps à autre, le contenu cellulaire réagit quoique plus faiblement, tout comme pour le pourtour.

Sur les vieilles taches, on peut aussi observer cette même particularité de coloration du contenu dans les cellules épidermiques. Sur les coupes tangentielles, les cellules à contenu lignifié se montrent groupées par paquets irréguliers, plutôt vers la périphérie que vers le centre de la plage de réaction palissadique. La teinte produite par la phloroglucine est plus ou moins foncée et en partie masquée par la teinte du contenu qui est d'un jaune brunâtre, tantôt homogène, tantôt vacuolaire, parfois granuleux. Certaines cellules à contenu ainsi mortifié réagissent vivement ; sur d'autres la phloroglucine reste sans action. Jamais nous n'avons vu la membrane réagir lorsque le contenu se colorait et inversement, sur les coupes transversales jamais nous n'avons vu le contenu se colorer lorsque la couche cuticulaire se teignait en rose comme on l'a vu plus haut.

Il est bon de rappeler à ce sujet les résultats obtenus par

Un phénomène analogue a été décrit par Miraude (Recherches sur les cuscutes 1900) dans l'appareil acérifère des cuscutes monostylées (*C. Japonica*). Il est vrai que l'auteur conclut à la subérisation, bien que la phloroglucine donne une teinte rose (à tort par conséquent). Mais il s'agit en l'espèce d'un *enduit méatique* et non d'un *revêtement cellulaire interne* comme dans le cas qui nous occupe. Les coupes longitudinales et les dissections nous permettent d'être affirmatif : il y a du protoplasme à l'intérieur de l'utricule lignifiée.

Tison a constaté la lignification de la fine membrane d'enveloppe des mâcles oxalifères. Il s'agit en l'espèce de deux utricules emboîtées et localement unies par un ou plusieurs ponts très étroits. Vu l'étroitesse de l'intervalle séparant la vésicule cristalligène de la membrane enveloppante on pourrait penser que nos observations ont porté sur un cas analogue. Il n'en est rien.

Tison au sujet de la Gomme de Blessure des auteurs (*lignine gommeuse*).

Dans la cicatrisation des plaies de défoliation Tison a observé dans les vaisseaux du bois, *même en l'absence de thyllés*, des dépôts de lignine d'aspect gommeux qu'il considère comme sécrétée par les éléments périphériques. Il a observé de pareils dépôts, formés toujours par le même mécanisme, dans les cellules cristalligènes et les canaux sécréteurs.

On est tout de suite porté, en rapprochant l'observation de Tison de la nôtre, à considérer que la coloration du contenu cellulaire dans l'olivier (cellules épidermiques et autres) est due à des dépôts de lignine gommeuse. Mais nous avons vu que dans l'épiderme le contenu jaunâtre ou brunâtre indice de la mortification cellulaire ne se teignait pas forcément par la phloroglucine. Il nous est difficile d'y voir un produit de sécrétion, la plupart des cellules mortifiées sous l'effet du parasitisme, à la suite de blessures ou pour tout autre cause montrant pareille dégénérescence du contenu. Tout nous porte donc à admettre qu'il s'agit en l'espèce d'une imprégnation tardive par de la lignine formée sur place; il nous est difficile d'admettre que cette lignine provient de la membrane, puisque cette membrane ne réagit pas par la phloroglucine ou des cellules voisines, puisque les plages épidermiques à contenu réagissant sont bien souvent isolées des éléments palissadiques à membrane colorable.

Déjà en 1886, Baranetzky croyait pouvoir admettre que la lignification dépendait de la production dans le protoplasme de corps solubles qui imprégneraient la membrane. Nos observations paraissent bien justifier cette hypothèse.

On pourrait objecter il est vrai que la teinte produite par la phloroglucine à l'intérieur des cellules est due à la présence de l'une ou l'autre des diverses substances de la série aromatique (*safrol, syringénine, alcool coniférylique*) colorables par le même réactif (Czapeck). Czapeck d'ailleurs est porté à admettre que certains au moins de ces corps (alcool coniférylique) participent à la formation de l'Hadromal, substance fondamentale de la membrane lignifiée. D'autre part, dans ces membranes lignifiées, l'Hadromal semble exister en partie à l'état libre, si la plus grande quantité s'y trouve en combinaison cellulosique.

Est-ce à l'Hadromal ou à son générateur colorable par le même réactif que nous avons affaire dans le cas actuel? Il semble bien dans tous les cas que nous ayons à faire au *principe lignifiant* (direct ou indirect).

L'absence de réaction des membranes épidermiques lorsque le contenu réagit, le fait que la réaction interne ne se produit que dans des cellules mortes (au moins en apparence) nous

porterait à admettre que la lignification est la conséquence même de la mortification cellulaire. Et cependant en étudiant la marche de la lignification dans les vaisseaux, Czapeck est arrivé à conclure que « *la lignification apparaît sous l'influence du protoplasme vivant* » (il ne parle pas de la production de l'Hadromal dans ce protoplasme), « *que ce phénomène n'est qu'un signe de sénilité* ». (loc. cit.).

Notre observation de la lignification du contenu des cellules épidermiques, parenchymateuses et même fibreuses, nous conduit à admettre que *le principe lignifiant est vraiment élaboré en nature par le cytoplasme*, que conséquemment la lignification est le résultat d'une imprégnation et non d'une simple transformation sur place. Cette théorie explique nettement l'influence exercée par les éléments lignifiés sur ceux qui ne le sont pas.

Cette formation interne du principe lignifiant serait plus ou moins tardive : trop tardive, corrélative de la mortification cellulaire, l'imprégnation de la membrane demeurerait impossible par suite de l'affaiblissement de la pression osmotique, cette membrane resterait intacte (épiderme) ou se revêtirait simplement d'une mince pellicule interne (parenchyme).

Ajoutons à cela que l'amidon disparaît dans les régions de la feuille correspondant au liège.

Chez l'olivier l'amidon se dépose de préférence dans le parenchyme lacuneux et dans la portion profonde du tissu palissadique. Dans les régions malades, l'amidon arrive à disparaître à peu près totalement, utilisé qu'il est à l'actif cloisonnement des palissades. Cette disparition débute par la région palissadique pour s'étendre progressivement au tissu lacuneux, ce qui est d'ailleurs logique. Même à l'œil nu on peut se rendre compte de ce détail par le traitement classique à l'iode des coupes préalablement décolorées.

A certains moments l'amidon n'existe que dans la gaine endodermique des faisceaux : il n'y en a plus dans les régions correspondant au tissu de réaction. On voit que malgré la bénignité apparente du mal, la réaction opposée par l'hôte est somme toute très forte. Le mal est d'ailleurs plus grave qu'il ne le paraît au premier abord puisque la cuticule arrive à être entièrement disloquée par le parasite. Il ne faut pas oublier d'autre part que l'olivier est une plante manifestement xérophite. Tous les tissus y sont arrangés de façon à réduire la transpiration à son minimum : conséquemment les cellules même superficielles ne risquent pas de se dessécher rapidement malgré la rupture partielle de la cuirasse cuticulaire. Ils gardent assez de vitalité pour réagir, se cloisonner, différencier un liège auquel sera dévolu le rôle modérateur que remplissait la cuticule désormais altérée.

L'énergique réaction constatée nous paraît bien la résultante

de la texture particulière des tissus qui leur permet de conserver une vitalité suffisante plutôt que la conséquence d'une irritation produite par le parasite. Il nous paraît logique de rechercher dans l'exagération du phénomène transpiratoire la cause de formation de la digue subéreuse plutôt que dans l'action directe du mycélium logé au sein de la cuticule.

On ne peut pas attribuer à cette digue une action défensive vis-à-vis du parasite, puisque la différenciation est tardive. Elle ne se montre pas au-dessous des taches jeunes, et au-dessous des anciennes la réaction n'est visible qu'à une certaine distance des extrémités mycéliennes. L'extension du parasite (1) peut donc se poursuivre comme si la réaction était nulle.

G. — RÉSUMÉ.

Le *Cycloconium oleoginum* se développe uniquement dans la portion cutinisée de la membrane et en son milieu (2). De multiples différences de coloration permettent de distinguer une *cuticule* et une *couche cuticulaire*; c'est à la limite des deux que le thalle évolue.

La feuille est le plus souvent attaquée par sa face supérieure; la face inférieure peut néanmoins être envahie, de préférence sur les bords ou sur la nervure médiane.

Sur la face supérieure, le thalle se développe suivant un plan sensiblement horizontal; sa forme d'ensemble est indépendante de l'architecture du substratum. Le thalle ne comprend guère qu'une assise de filaments associés en une lame quasi-continue à symétrie rayonnante.

Sur les nervures, la conformation du thalle est cependant, au moins en partie, sous la dépendance de la forme et de l'orientation des cellules épidermiques. Cette influence est bien plus prononcée du côté inférieur.

Sur le limbe supérieur, comme sur les nervures il y a tendance à la constitution d'un réseau sous-jacent exactement moulé sur l'épiderme.

Au niveau des nervures, il peut se former des amas stromatiques capables de rompre la lame cuticulaire externe.

Sur le limbe inférieur, les stomates sont une cause d'irrégularité de l'ensemble du thalle,

(1) Il serait déplacé de discuter ici l'importance biologique du parasitisme que Mottareale regarde comme tout à fait secondaire (Il *Cycloconium oleaginum* non è un drciso parassita; esso è un smiparassita.... non è la causa del male ma un fatto concomitante ed aggravante la malsania — op. cit. p. 43).

(2) Mottareale a vu le mycélium s'étendre en profondeur jusqu'au niveau inférieur de l'épiderme (op. cit. p. 5). Nous n'avons pas eu l'occasion de constater le fait.

L'expansion superficielle du thalle est limitée; l'accroissement radial cède peu à peu la place à un remplissage des vides laissés par les premiers filaments. On peut donc dire, bien que la distinction en soit souvent difficile, que la constitution de ce thalle comprend une *phase de prise de possession* et une *phase de recouvrement* ou de remplissage des vides.

La progression se fait par voie chimique; la digestion s'accomplit sur toute la périphérie des filaments à section irrégulière; elle est cependant plus prononcée du côté inférieur où s'observe une certaine décutinisation et désaldéhydisation (3).

La sortie des conidiophores se fait par corrosion locale.

Chacun des conidiophores correspond à une extrémité de rameau à croissance limitée par la différenciation de la spore.

La spore peut ne pas se former, le conidiophore retournant à l'état végétatif.

Le mycélium se colore à tout instant par la Benzoazurine et le rouge de ruthénium. Ce dernier teint de préférence les portions sporigènes.

Les sports et leurs supports se cutinisent dans la portion externe de leur membrane. La portion interne (pectoso callosique) concourt seule à la formation du tube germinatif.

La plante réagit par hypertrophie et cloisonnement de la première rangée de cellules palissadiques aux dépens desquelles se différencie une digue ligno-subéreuse nette.

La portion de cuticule inférieure au mycélium peut aussi réagir par lignification.

CHAPITRE II

Black-Rot -- GUIGNARDIA BIDVELLI (Ell.) Viala et Ravaz (1)

(PLANCHE II)

A. — HISTORIQUE.

Jusqu'en 1898, le champignon cause de la maladie du *Black Rot* était considéré comme un parasite interne, se développant uniquement à l'intérieur des organes (feuille, fruit, tige.). Jusqu'à cette date, malgré les recherches poursuivies tant en Amérique qu'en France, personne n'avait remarqué la curieuse localisation du thalle presque ectophyte dans la première phase de son évolution. M. Fréchou le premier (2) a décrit d'une manière erronée il est vrai (il la considérait comme nettement ectophytique) cette première phase si intéressante de la vie du parasite.

N'examinant que des coupes tangentiellles et ne faisant pas appel à des réactions colorantes, Fréchou croyait pouvoir affirmer que le mycélium issu de la spore formait tout d'abord un

(1) Nous conserverons à ce parasite le nom générique de *Guignardia* qui a prévalu et qui lui a été donné par Viala et Ravaz*. Rappelons pour mémoire que les périthèces ont tout d'abord été observés par Bidwel et peu après spécifiés par Ellis (*Sphaeria Bidwella*)**

Saccardo ne tarde pas à rattacher l'espèce au genre *Physalospora*. Mais l'absence des paraphyses le fait peu après sortir de ce genre pour lui faire prendre place parmi les *Læstadia****. Or ce même nom de *Læstadia* avait déjà été donné par Kunth, en 1832 à un genre de composées****. C'est pour cette raison que Viala et Ravaz ont cru devoir créer le nouveau genre de *Guignardia* (synon. *Læstadia* auct.)

Cette nécessité a paru moins évidente à Saccardo qui maintient intact le genre *Læstadia* créé en 1869, par Auerswald. « *Quod ad nomen Læstadiæ pertinet*, cfr. Syllog. fung. XI, p. 289 (nota). *Rationibus ibi datis etiam nomen GUIGNARDIA, Viala et Ravaz (1892) superfluum evadit* » (Syllog. XIV, p. 516).

3 *Revue de Viticulture*, 1898. Essai de théorie sur les modes d'invasion du Black-Rot.

(1) Sur la dénomination botanique du Black Rot (Bull. soc. myc. 1892)

(*) *North american Fungi* n° 26).

(**) Sylloge I, p. 441, 1882.

(***) Viala et Ravaz. Note sur le Black Rot, in Progrès agricole 1888. *

(****) Voir Lessing, Synopsis generum compositarum earumque dispositionis novæ)

réseau à la surface des organes avant que d'émettre des ramifications verticales s'enfonçant dans la feuille et en amenant la dessiccation désormais rapide, processus que Prunet (1) n'hésitait pas à nier de la façon la plus formelle.

Ravaz et Bonnet (2) ont peu après repris l'étude du parasite et établi que la première phase s'accomplissait non à la surface de l'épiderme, mais dans l'épaisseur même de sa membrane externe, immédiatement au-dessous de la cuticule.

La vie superficielle est de très courte durée ; le filament germinatif ne reste que très peu de temps à l'extérieur de l'épiderme. Ou bien le percement de la cuticule s'effectue après un trajet d'une ou au maximum de deux cellules épidermiques, ou bien il ne se fait pas du tout, le parasite se détruisant alors, à moins que le filament germinatif n'enkyste son sommet. Il se forme dans ce dernier cas une **sporidie** dont le développement n'a pas encore été étudié, mais qui est sans doute capable de germer lorsque les conditions de milieu redeviennent favorables, là où elle s'est formée ou ailleurs, sur un autre organe où elle aura été transportée par le hasard des courants.

Ravaz et Bonnet, comme Fréchou d'ailleurs, ont décrit et figuré un mycélium en réseau dont les mailles correspondent exactement aux cloisons verticales des cellules épidermiques. Il ressortirait de leur étude que ce réseau dont nous avons représenté un fragment, fig. 10 s'agrandirait progressivement, son développement étant alors comparable à un filet tendu sur la membrane cellulosique de l'épiderme et dont la surface s'accroîtrait par adjonction de nouvelles mailles. Il s'en faut néanmoins que la progression du thalle s'accomplisse toujours de cette façon et c'est en partie pour faire connaître ces variantes du développement que nous avons cru devoir reprendre l'étude de ce singulier parasite.

B. — DÉVELOPPEMENT DU MYCÉLIUM.

Ravaz et Bonnet ont employé dans l'étude du champignon la rosazurine en mélange avec la benzoazurine en bain alcalin après l'action de la potasse ; nous avons préféré colorer par la benzoazurine seule pour éclaircir ensuite la préparation par l'acide lactique à chaud (3). Le mycélium issu de la spore forme

1 « Il y a incompatibilité entre l'organisation des corps reproducteurs du *Guignardia* et celle que Fréchou attribue à son mycélium... (*Observations et expériences sur le Black-Rot*, Rev. de Vit. 1898, loc cit.) »

(2) Op. cit.

3 Cette méthode ne réussit bien cependant que sur des feuilles jeunes, fraîches et pour des invasions récentes. Sur vieilles laches, sur feuilles desséchées, nous avons employé la méthode à la rosazurine après décoloration à l'eau de Javel.

un filament sinueux suivant exactement les dépressions intercellulaires et s'accroissant dans deux directions opposées, comme en témoigne la diminution graduelle de diamètre à partir du centre (fig. 1). Il est beaucoup plus effilé aux extrémités, très grêle aussi dans les ramifications qui ne tardent pas à apparaître latéralement, en face toujours des cloisons épidermiques. Ravaz et Bonnet n'ont pas parlé de cette première phase qui peut cependant être poussée très loin. Ils laissent entendre que les ramifications latérales se développent à mesure que progresse le filament mère, de façon à ne plus permettre de le reconnaître. L'exploration préalable des tissus sur une surface plus ou moins grande doit cependant être considérée comme la règle. Il est rare néanmoins que le filament originel reste longtemps simple avec de courtes ébauches de rameaux latéraux ; certains de ces rameaux en arrivent bientôt à prendre les devants (fig. 2) de façon à constituer autour du point d'invasion une couronne de branches à direction toujours réglée par l'architecture de l'épiderme.

Polygonales, mais sensiblement isodiamétriques, les cellules épidermiques internerviennes se prêtent à un développement mycélien symétrique par rapport au point de pénétration, mais si ce point est par trop rapproché d'une fine nervure, l'orientation des cellules épidermiques dans le sens du faisceau va empêcher cette disposition, les ramifications du mycélium tendant toujours à s'engager dans les dépressions intercellulaires et par suite à courir parallèlement à la nervure. La fig. 3 montre nettement cette influence ; elle est d'ailleurs visible sur la fig. 2 (n).

Dans la plupart des cas chacune des cloisons verticales épidermiques invite le mycélium à se ramifier tant dans son filament initial que dans ses premières branches rayonnantes ; mais ces ramifications latérales sont souvent loin de s'allonger simultanément, de telle façon que le thalle se présente fréquemment sous un facies d'arbuscule irrégulier dont la fig. 4 nous montre un exemple particulièrement net. Il arrive même (fig. 5), que des branches s'allongent beaucoup sans présenter, momentanément il est vrai, aucune trace de ramification latérale ; après une série de branches à développement simultané (fig. 6) un rameau particulièrement vigoureux peut de même s'allonger pour aller lui aussi explorer isolément le terrain.

De temps à autre aussi, il apparaît que le mycélium éprouve de la difficulté à s'éloigner de la dépression dans laquelle il se trouve engagé. Lorsque surtout il arrive au-dessus d'une extrémité nervienne, perpendiculairement à la direction du faisceau et aux cellules épidermiques qui sont orientées dans le même sens, il peut se faire que son sommet se trouve invité à se diviser par dichotomie égale. L'orientation des cellules épidermiques

voisines peut alors être telle que les deux rameaux nouveaux en arrivent forcément à prendre simultanément une direction convergente. La poussée protoplasmique se trouvant alors reportée du côté du centre de la cellule cause de la bifurcation, il peut arriver que ces rameaux tendent plutôt, au moins momentanément, à remonter les flancs de la cellule qu'à s'engager dans les dépressions voisines. C'est là sans doute la cause de ces dilations variqueuses dont nous avons représenté un exemple fig. 7 et auxquelles font suite des branches d'autant plus grêles que le courant protoplasmique a été plus détourné au profit du renflement. De temps à autre d'ailleurs, et cela même aux extrémités des branches, on peut voir le mycélium s'essayer à remonter les flancs des cellules à l'aide de nombreuses et irrégulières ramifications (fig. 8), que Ravaz et Bonnet ont signalées sans y insister.

Les coupes transversales montrent le mycélium non plus simplement appliqué sur la portion cellulosique interne de la membrane épidermique comme nous le verrons dans plusieurs autres types, mais partiellement engagé au sein des membranes verticales. Les cadres d'union de ces cellules sont partiellement digérés et le coin formé par le tube mycélien en disloquera ensuite le sommet d'une façon purement mécanique. Les auteurs plus haut cités ont suffisamment décrit ces particularités pour que nous nous dispensions d'y revenir et de donner des figures. Sur les coupes tangentielles d'ailleurs l'effet de ce coin se perçoit nettement ; autour des filaments mycéliens et à un fort grossissement, on voit très bien le sillon constitué par les deux lèvres des cellulés épidermiques contigues partiellement disjointes. C'est précisément de la facilité d'ouverture de ces lèvres par dissolution première de la substance de réunion que dépend la marche plus ou moins rapide, plus ou moins régulière aussi du mycélium.

Dans certains cas les deux lèvres s'écartent facilement, de façon à permettre au tube mycélien de se développer en un cordon à peu près régulièrement cylindrique (fig. 9). Il en est d'ailleurs presque toujours ainsi au début, aux extrémités, lorsque le filament est jeune et de faible diamètre. Mais au fur et à mesure qu'il se développe et grossit, on le voit devenir variqueux ; il l'est toujours profondément lorsque le réseau est complet (fig. 10). Chacune des hernies mycéliennes correspond à un éloignement des lèvres (indiquées par une simple ligne sur la figure), ce qui nous fait conclure que c'est la facilité ou la difficulté d'ouverture de ces lèvres qui règle la conformation même du thalle. Il s'effectue en somme un commencement de clivage de la membrane verticale des cellules épidermiques ; le tube mycélien cylindrique à l'origine ou même légèrement aplati extérieurement par suite de la pression cuticulaire développe

dès lors son diamètre vertical plus encore que son diamètre tangentiel, de telle façon que la section en est triangulaire ou plus exactement ovoïde. Mais ces deux diamètres varient constamment en raison de l'hétérogénéité du milieu qui rend très irréguliers le décollement de la cuticule et le clivage de la membrane verticale, deux phénomènes mécaniques liés d'ailleurs l'un à l'autre.

Les hernies mycéliennes sont quelquefois si développées qu'elles font place à de véritables lobes (fig. 11) lesquels peuvent à leur tour s'allonger de façon à constituer des rameaux qui s'engageront dans le chemin creusé par le filament mère (fig. 12). Il peut se constituer ainsi de véritables cordons susceptibles de comprendre par places jusqu'à quatre filaments mycéliens accolés. Cette disposition a échappé aux auteurs. Bien qu'en somme peu fréquente elle n'en est pas moins intéressante : inverse de la disposition générale elle est cependant motivée par la même cause. La tendance générale du mycélium est une *tendance à prendre possession du terrain* par contournement des cellules épidermiques, sa fixation étant facilitée ne serait-ce que par suite de la plus facile corrosion des cadres d'union. Cette deuxième phase est précédée d'une première que nous pouvons qualifier de *phase d'exploration*, durant laquelle les filaments cheminent simples ou presque sur une longueur parfois assez considérable (fig. 1), en suivant malgré cela le contour des éléments épidermiques.

Dans le cas qui nous occupe, le travail de creusement opéré par le filament mère profite beaucoup aux ramifications puisqu'elles n'auront qu'à élargir le premier chemin au lieu d'en creuser un nouveau chacune pour leur compte personnel.

Un type mixte se constate d'ailleurs assez fréquemment (fig. 13). On conçoit aisément qu'une ramification apparaissant sur le filament premier, le chemin se trouve élargi au point d'insertion, cela d'autant mieux que par suite de l'architecture épidermique le rameau se trouve dans une situation angulaire peu ouverte. S'il est bien vrai que la facilité ou la difficulté de passage du mycélium règlent et la ramification et la conformation même des filaments, l'élargissement ainsi constitué devra tendre à se remplir par des dilatations ou même des rameaux. C'est ce que l'on constate en effet : le rameau est un rameau occasionnel ou de remplissage et l'espace vide finira à son tour par être comblé.

Ce sont là des faits qui passeraient facilement inaperçus à de faibles grossissements et surtout à l'examen direct. Les cordons d'ailleurs ne montrent leur véritable constitution qu'après éclaircissement prolongé des préparations dans l'acide lactique ou mieux encore dans la glycérine.

A regarder aussi le réseau complet sans réactif, on pourrait le croire ininterrompu par suite de la confusion facile des bords

du chemin avec la membrane propre du mycélium. Il y aurait nécessairement alors des anastomoses aux points de contact C des ramifications des branches mycéliennes (fig. 10, 14, 15).

Ces anastomoses font au contraire *toujours* défaut. Bien plus, au point de contact, au lieu d'être définitivement arrêté dans sa croissance l'un des rameaux (*b*, fig. 14) se trouve fréquemment détourné de sa direction première ; il se dirige alors de façon à remonter le flanc de la cellule épidermique à moins qu'il ne profite du chemin parcouru par le deuxième pour courir parallèlement à lui, ou bien qu'il ne se retourne sur lui-même.

Ailleurs (fig. 15) l'anastomose paraît bien réelle ; à un faible grossissement, il semble que deux rameaux *a* et *b* se réunissent au point *c* pour faire communiquer leurs protoplasmes ; à un fort grossissement au contraire on voit simplement deux becs qui viennent en face l'un de l'autre sans se souder. L'anastomose, n'étant pas possible, la branche *b* forme bientôt un renflement au dessous du bec de juxtaposition, ce qui indique un retour de la poussée protoplasmique vers la branche mère qui continuera à s'allonger par la pointe. Dans la branche *a*, au contraire, la poussée protoplasmique se trouve reportée en haut pour provoquer le développement d'un nouveau rameau. L'allongement a cessé par suite de la plus grande facilité d'expansion de ce côté. La figure montre bien en effet que le chemin se trouve fermé du côté de *a*.

Dans la fig. 16 d'ailleurs, il en est de même ; une branche trouvant le décollement plus facile latéralement qu'à l'extrémité, on aura bientôt une apparence de bifurcation : le rameau *r* deviendra le prolongement de la branche dont le sommet est en réalité en *s*.

Nous avons jusqu'ici étudié deux phases dans le développement du thalle :

1° Une première *phase d'exploration* ;

2° Une deuxième *phase de prise de possession* en surface.

Lorsque le terrain est occupé par le réseau, le mycélium devient pénétrant : c'est la troisième phase de la vie du parasite. Des rameaux descendent verticalement au sein des cloisons épidermiques pour de là se distribuer dans toute l'épaisseur du parenchyme foliaire. Ces rameaux verticaux sont visibles sur les coupes tangentielles, ne serait-ce que par leur projection circulaire au-dessous du réseau (p. fig. 10 et 10 bis). Leur progression peut au début être suivie par le simple maniement de la vis micrométrique ; nous représentons précisément par la fig. 10 bis l'aspect d'un ensemble dans une coupe optique passant bien au-dessous du réseau, vers le fond du fossé creusé par ses filaments constituants.

Ces ramifications verticales apparaissent de préférence aux nœuds de réunion des cellules épidermiques là où le mycélium

est particulièrement gros, mais on les trouve un peu partout, toujours il est vrai dans les régions de dilatation des filaments horizontaux.

Ravaz et Bonnet, après Fréchou d'ailleurs, disent que la pénétration ne s'effectue qu'après le développement du thalle en réseau. Cela n'est cependant pas forcé ; la deuxième phase peut manquer, au moins par places. La fig. 17 montre précisément deux rameaux verticaux nés sur un filament qui n'a fait qu'ébaucher ses ramifications latérales. Bien plus, les extrémités mycéliennes peuvent s'enfoncer verticalement (fig. 18) ; mais c'est là une marche exceptionnelle que l'on n'observe guère que sur les invasions de première saison.

Nous n'insisterons pas sur le mycélium interne qui se développe sans entrave et avec une extrême rapidité, ce qui lui donne un faciès différent du mycélium superficiel. Il est dépourvu de ces nombreuses hernies qui donnent au réseau sous cuticulaire un cachet si particulier.

L'épiderme est cependant parfois long à franchir. Dans les taches d'arrière-saison il arrive que les filaments mycéliens, au lieu de gagner directement le parenchyme palissadique comme en temps ordinaire, restent inclus dans les membranes verticale et horizontale interne pendant un temps parfois très long (fig. 19). Il peut même se faire que le thalle reste entièrement sous cuticulaire. Les expériences d'inoculation avec repérage permettent seules d'affirmer cette localisation. Ce mycélium qui en reste à la deuxième ou même à la première phase est en effet bien moins robuste que dans les conditions habituelles et il ne produit sur les tissus aucune action appréciable permettant de reconnaître extérieurement sa présence ; la feuille poursuit son évolution comme si elle n'était pas parasitée. Jamais d'ailleurs, dans ce cas, le développement du parasite n'est poussé jusqu'à la fructification ni même jusqu'à la constitution de la moindre ébauche pycnidienne ou spermogoniale ; le thalle reste abortif.

C. — ACTION SUR LES TISSUS.

Perrier de la Bathie a le premier attiré l'attention sur l'excitation exercée par le parasite sur les tissus de l'hôte (1). Quelques jours, cinq ou six en moyenne, avant l'apparition des taches arrondies et desséchées, couleur feuille morte, qui caractérisent la maladie sur les feuilles, on voit apparaître des cloques d'autant plus prononcées que les feuilles sont plus vigoureuses. Ravaz et Bonnet sont revenus sur cette hypertrophie qui était jusque là passée inaperçue. « Les cellules de l'épiderme et peut-être même les cellules en palissade s'accroissent plus au point

(1) Revue de Viticulture 1898 (*Évolution du Black-Rot sur la feuille*).

envahi qu'à côté ». (1). Il résulte de nos observations que le tissu lacuneux est également susceptible d'être intéressé, et cela plus encore que le tissu palissadique, de telle façon que la feuille malade tend à devenir charnue (2). Les cellules lacuneuses s'accroissent sans se multiplier dans les deux sens, mais plus encore peut être dans le sens tangentiel que dans le sens vertical ; il en est de même d'ailleurs des éléments palissadiques, alors que dans l'épiderme le diamètre vertical est celui qui s'exagère le plus.

L'accroissement des cellules épidermiques n'est naturellement pas centrique ; il est évidemment maximum du côté libre, ce qui conduit à une exagération de la courbure externe. (La flèche peut en être doublée).

Au dessus des nervures assez grosses pour que le tissu palissadique soit remplacé par une ou plusieurs assises d'éléments collenchymateux au dessus du faisceau conducteur, il y a également hypertrophie cellulaire, mais cette hypertrophie se manifeste dans ce cas progressivement, de l'extérieur vers l'intérieur, la première assise sous épidermique étant après l'épiderme la plus vivement excitée (3).

On comprend maintenant pourquoi l'action excitante du parasite a pour résultat la formation de cloques qui peuvent faire place à de véritables boursofflures lorsque les ramifications nerviennes importantes viennent à se trouver intéressées.

Cloques et boursofflures peuvent d'ailleurs faire défaut lorsque la croissance des feuilles n'est pas assez active par manque d'eau. Qu'elles existent ou non, une légère décoloration de la feuille ne tarde pas à se manifester, car non seulement le développement des chloroleucites ne suit pas l'augmentation de dimension des cellules mais chacun d'eux pâlit rapidement jusqu'à se détruire progressivement à partir du moment où les branches mycéliennes de pénétration ont commencé à se développer.

Dans la plupart des cas aucun phénomène autre que la dessiccation pure et simple des éléments cellulaires ne se manifeste

(1) Loc. cit. p. 7.

(2) Les nombreuses mensurations que nous avons effectuées sur des portions saines et malades, exactement comparables d'une même feuille, nous donnent les chiffres respectifs moyens suivants :

	Epaisseur totale	Epiderme supérieur	Tissu en palissade	Tissu lacuneux	Epiderme inférieur
Région saine.....	40	6	13	17	4
Région malade.....	50	12	14	20	4

(3) Il en est de même dans le grain dont nous ne nous occuperons pas dans ce travail.

à partir du moment où le mycélium s'est développé dans le mésophylle (1). Cependant chez les types à jus rouge comme les hybrides Bouschet il arrive fréquemment que la légère décoloration préalable est rapidement suivie d'une apparition d'anthocyane dans les palissades, avant même qu'aucun indice de dessiccation ne se soit manifesté. Chez ces cépages d'ailleurs, tout le pourtour des taches desséchées montre une pareille accumulation d'anthocyane qui donne à la maladie un *facies ocellaire* tout à fait particulier (2). Le pigment se développe même en dehors des extrémités mycéliennes s'il est particulièrement abondant dans les cellules directement intéressées par les derniers ramuscules du mycélium interne. Quant aux éléments épidermiques, ils meurent toujours au delà et souvent à une distance notable de la région directement intéressée. Nous avons déjà vu qu'avant de pénétrer le réseau mycélien s'étendait sur une surface d'importance variable ; il ne progressera guère après la pénétration ou dans tous les cas il n'y aura pas nécessairement parallélisme entre le développement de la portion superficielle du thalle et de sa portion interne. L'épiderme sera dès lors tué par dessous à la périphérie des taches. La mort des cellules sera donc bien moins brusque à la périphérie qu'au centre, la dessiccation en sera progressive ; aussi ne faut-il pas s'étonner de voir cette zone brunir tout d'abord au lieu de passer brusquement à la teinte feuille morte. Le contenu cellulaire bruni se résout en de nombreux globules libres ou soudés alors qu'au centre une masse unique jaunâtre ou ochracée les remplace. Ces globules, rappelons-le en passant, ne sont pas différents de ceux qui caractérisent la *Brunissure* et que Debray considère comme des kystes de son *Pseudocommis*. On voit qu'ils sont le simple résultat d'une mort lente de la cellule et cette observation vient à l'appui de ce que nous disions en 1900 (3), à savoir que la *Brunissure n'est autre chose qu'un grillage atténué*. Le rougissement par production d'anthocyane est de même, nous le disions aussi dans notre travail, une *Brunissure atténuée* ; l'étude du Black Rot le confirme encore puisque le pigment rouge s'accumule à l'extrême périphérie des taches. Mais il va sans dire que production de globules et

(1) De temps à autre on peut observer une légère lignification au voisinage immédiat du collenchyme suprafasciculaire. La base des poils peut également se lignifier tout autour de la nervure. Ce sont là tous les essais d'une réaction que l'on pourrait qualifier de défensive ; la mort des tissus est trop brusque pour qu'elle puisse se développer.

(2) Pareille production de pigment se constate de même dans tous les cas de dessiccation locale, totale ou partielle (Bouillures, blessures, taches de mildiou, plaques oïdiées, etc.).

(3) Recherches sur la brunissure des végétaux (*Ann. Ec. d'Agric. de Montpellier*).

production de pigment constituent deux phénomènes supplémentaires qui sont loin de toujours se manifester.

Il est encore un fait nouveau intéressant à noter, c'est que l'amidon persiste dans les taches desséchées par le parasite. On peut à *certain moments*, sur des feuilles préalablement décolorées (à l'eau de Javel par exemple) reconnaître les plages malades même à l'œil nu, par la simple réaction de l'iode qui les teint seules en violet.

On pourrait être tenté de rapprocher ce fait des observations de Cazeaux Cazale, Viala et Pacottet. On sait que pour Cazeaux-Cazale (1) les périodes de réceptivité coïncident avec des arrêts de végétation caractérisés par le non allongement des rameaux et la disparition de l'amidon dans les sommités. Les cultures en milieu nutritif de Viala et Pacottet (2) viennent à l'appui de cette manière de voir en ce sens qu'elles montrent la particulière exigence du parasite pour les acides organiques, les sucres lui étant plutôt défavorables. Il semblerait dès lors que la persistance de l'amidon fut liée à une question d'appétence. Nous la considérons plutôt comme la simple résultante d'une dessiccation brusque des feuilles (dans l'espace de quelques heures). La mortification rapide des cellules par des causes purement physiques conduit d'ailleurs nécessairement au même résultat.

D. RÉSUMÉ.

Le thalle du *Guignardia Bidwelli* comprend deux parties, une partie interne distribuée au sein des parenchymes verts et une partie quasi superficielle logée dans la membrane externe de l'épiderme.

Il est à tout instant colorable par la rosazurine, la Benzoazurine et le Bleu coton.

Le développement de la portion externe se poursuit tout d'abord.

Cette portion du thalle est exactement sous cuticulaire.

Elle est sous l'étroite dépendance de l'architecture de l'épiderme dont les éléments se trouvent enveloppés par un réseau de filaments habituellement simples.

Les filaments mycéliens sont grossièrement variqueux, conséquence de leur situation au fond des dépressions qu'ils tendent constamment à élargir.

Il peut se développer des rameaux parallèles au filament mère et se constituer ainsi des cordons mycéliens.

(1) Le Black-Rot ; ses rapports avec la température et la végétation de la vigne.

(2) Sur la culture du Black-Rot. — Influence des acides et des sucres (*Revue de Viticulture* 1904).

Le développement du réseau sous cuticulaire peut se faire en bloc, mais sa constitution comprend en général trois phases :

a) Une première *phase d'exploration* durant laquelle des filaments sinueux cheminent à la surface de la membrane cellulosique de l'épiderme.

b) Une *phase de ramification*. Les filaments primitifs deviennent arbusculeux par suite du développement d'un rameau en face de chaque cloison épidermique.

c) Une dernière *phase de prise de possession générale* ; les rameaux mycéliens se rejoignent et le réseau est formé *sans anastomose*.

Le mycélium interne dérive du réseau sous-cuticulaire par suite de l'enfoncement vertical de rameaux à situation intercalaire développés de préférence aux angles de réunion des cellules épidermiques.

La pénétration se fait à peu près simultanément sur toute la surface du réseau.

Les filaments internes se ramifient très rapidement ; la surface intéressée par cette portion du thalle est plus grande que celle du réseau supérieur.

C'est le développement du mycélium interne qui donne à la maladie son faciès maculiforme si caractéristique.

Il y a donc dans le développement de la maladie du Black-Rot deux phases :

a) Une *phase d'incubation* correspondant à la constitution du réseau et durant laquelle la maladie n'est guère apparente à l'extérieur ;

b) Une *phase d'éclosion*, correspondant à l'apparition des taches déterminées par le développement du mycélium profond.

Exceptionnellement le thalle peut rester localisé au-dessous de la cuticule pour toujours ou pour un temps plus ou moins long. Il y a alors ou bien avortement ou bien augmentation de la durée d'incubation.

La réaction consiste simplement dans une hypertrophie portant surtout sur les éléments épidermiques et dans une accumulation d'anthocyane dans les éléments palissadiques. La production d'anthocyane n'est pas générale ; elle est maximum dans les variétés à jus rouge (Hybrides Bouschet).

Il y a persistance de l'amidon dans les régions brusquement desséchées sous l'effet du parasitisme.

CHAPITRE III

VENTURIA CIRCINANS (Fr.) Sacc

PLANCHES III ET IV

Les observations sur le développement de ce remarquable parasite ont été faites partie à l'Ecole nationale d'agriculture de Montpellier, partie à l'Ecole de Rennes, sur des échantillons récoltés dans le Languedoc où il est extrêmement fréquent certaines années.

A. — CARACTÈRES EXTÉRIEURS

De la fin de l'automne au printemps on voit fréquemment les feuilles de *Geranium rotundifolium* présenter sur leur page supérieure de petits points noirs habituellement groupés sur des espaces arrondis de moins d'un centimètre de diamètre, de trois à quatre millimètres le plus souvent. Ce sont là les périthèces d'une très curieuse sphériacée (1), qui se développe aussi, quoique moins abondamment, sur la face intérieure et même sur le pétiole.

Ces périthèces au lieu d'être rassemblés sur des plages li-

(1) Nous lui conserverons le nom de *Venturia*, genre auquel l'a rattachée Saccardo (Michelia I et Sylloge I. Fries et Desmazières l'avaient tout d'abord successivement rangée dans les genres *Périssporium* (P. *Circinans* Fr. Syst. mycolog. III), *Dothidea* (D. *Robergei* Desmz. — Am. sc. nat. 2^e série t. XIV.), *Stigmatea* (S. *Circinans* Fr. Sum. végét. Scand.).

On sait d'autre part que ce genre *Venturia* créé par G. de Notaris et Casali (*Schema di classificaz da gli sferiacei*, etc.) est synonyme du genre *Coleroa* de Reichenhorst. Aussi trouve-t-on notre champignon dénommé *Coleroa circinans* dans *Diseases of plants* de Tubeuf (English Edition by William Smith, p. 195) comme dans *Kryptogamen Flora* — 17^e livr. p. 200 — où Winter fait entrer dans la même espèce le *Venturia glomerata* de Cooke (*Grevillea*, III).

Le *Geranium dissectum* sur lequel vit cette dernière espèce n'est cependant pas cité par Winter qui indique simplement comme habitat du *Coleroa circinans* les *Geranium rotundifolium* et *molle*, d'accord en cela avec les auteurs.

Nous n'avons jamais trouvé des feuilles de *Geranium molle* malades. Même lorsque les deux espèces se trouvent en mélange, ce qui est fréquent, le *Geranium rotundifolium* facile à distinguer du *G. molle*, ne serait-ce qu'à ses stipules rouges au lieu de blanches, a souvent la plupart de ses feuilles atteintes alors que son congénère est complètement indemne.

Il y a là un curieux sujet de recherches à entreprendre, en raison des affinités morphologiques et anatomiques des deux espèces dont l'une nous a toujours paru réfractaire.

mitées, recouvrent parfois toute la face supérieure ou à peu près, cela surtout sur les feuilles jeunes qui, au lieu de devenir rapidement lisses, étalées comme dans les conditions normales, paraissent conserver bien plus longtemps les gaufrures et plissements du début, parfois même pendant toute la durée de leur évolution.

Il arrive assez souvent que la feuille atteinte reste très longtemps avec sa couleur et sa turgescence normales. On peut même remarquer parfois que la teinte des feuilles couvertes de points noirs est plus foncée que celle des feuilles saines. D'autres, par contre, ne tardent pas à brunir avec ou sous jaunissement préalable.

C'est sans doute pour n'avoir examiné que des feuilles depuis longtemps atteintes que le parasite est considéré par les auteurs comme s'attaquant seulement à des feuilles languissantes. Il est également considéré comme un parasite de la face supérieure seulement (1). Cela tient sans doute à ce que les auteurs n'ont examiné qu'un nombre d'échantillons trop restreint et aussi à ce qu'ils n'ont pas eu l'occasion d'étudier sur place le développement de la maladie.

Non seulement les taches parasitées brunissent, mais la décomposition des tissus s'y produit parfois avec une rapidité relativement très grande. C'est ce que l'on observe de préférence par les temps pluvieux ou de forte rosée ; cela n'a rien d'étonnant vu la faible consistance des parenchymes. La feuille peut elle-même se flétrir dans toute son étendue lorsque l'envahissement a été à peu près général.

L'influence de l'humidité ambiante est pour beaucoup dans l'intensité et la rapidité de la décomposition. Les feuilles ombragées se décomposent beaucoup plus rapidement que les feuilles ensoleillées qui peuvent continuer longtemps leur évolution malgré la présence de nombreuses taches dont le parenchyme mort a plus ou moins complètement disparu par putréfaction.

Les périlhèces ne sont jamais disséminées sur toute la page inférieure. Ils sont habituellement groupés suivant des espaces limités, ovales ou arrondis. Les premiers qui apparaissent sont de préférence localisés à la périphérie du limbe, en face des sinus. La forme des taches dépend surtout de l'emplacement qu'elles occupent et de l'âge de la feuille au moment de l'envahissement.

Sur les feuilles jeunes, ces espaces sont généralement allongés dans le sens de la longueur de l'organe et il n'est pas rare de voir le grand axe occupé par l'une des maîtresses nervures. La portion correspondante du limbe se trouve ainsi gênée dans son accroissement qui entraîne, comme conséquence plus ou moins

(1) In pag. sup. foliorum languidorum (Sacc. Sylloge I p. 592).

immédiate, la formation de boursoufflures, de cloques qui font distinguer à distance les feuilles malades des feuilles saines.

Les pétioles sont moins fréquemment atteints que le limbe, mais il n'est cependant pas rare de les voir présenter de nombreux périthèces sur une longueur plus ou moins grande, ordinairement au voisinage du limbe, mais assez souvent aussi beaucoup plus bas. Les plages à périthèces se dépriment et si l'attaque est généralisée sur tout le pourtour, le limbe insuffisamment alimenté ne tarde pas à se faner, qu'il soit ou non directement attaqué lui-même.

B. — DÉVELOPPEMENT DU THALLE SUPERFICIEL

Les plages à périthèces examinées directement sur des coupes transversales ou tangentielles, ou plus simplement encore sur des lambeaux d'épiderme facile à décoller de la page inférieure, ne laissent voir que difficilement le mycélium en raison de sa transparence et de sa situation.

L'examen dans le bleu coton lactique permet de voir les tubes mycéliens avec une netteté suffisante pour se rendre compte de leur disposition générale. Les coupes transversales traitées par la fuchsine ammoniacale et montées à la glycérine neutre ou à la gélatine glycinée, celles aussi traitées par le Soudan sont d'un précieux secours pour montrer la localisation sous-cuticulaire du mycélium.

Mais les détails sur la morphologie du thalle et son développement sont surtout visibles sur des coupes tangentielles ou des lambeaux d'épiderme, des lambeaux entiers de feuille même, traités par la méthode de la Benzoazurine qui donne à tout instant les meilleurs résultats.

On est tout de suite frappé quand on compare la face inférieure à la face supérieure des feuilles attaquées depuis peu par la différence d'aspect du mycélium dans les deux cas.

Sur la face supérieure il forme un réseau assez régulier à mailles polygonales, épousant exactement les contours des cellules épidermiques. (fig. 1, 2, 3, 4, 11, 12, 13 etc., pl. III.)

Sur la face inférieure, il en est quelquefois de même (fig. 6.) mais habituellement les mailles du réseau ne sont qu'imparfaitement liées à la forme des cellules dont les contours sont sinueux au lieu de rectilignes qu'ils étaient sur la supérieure. (fig. 7 et 8.)

Ces différences d'aspect sont accusées dès le début du développement, comme on peut s'en rendre compte en examinant le pourtour des plages à périthèces où le mycélium s'irradie dans tous les sens.

L'examen de la face supérieure est particulièrement intéressant lorsqu'on veut se rendre compte de la façon dont progresse le

mycélium pour arriver à recouvrir l'épiderme d'un réseau très serré dont les mailles ne laissent finalement entre elles que des espaces insignifiants.

Les coupes tangentielles comme les coupes transversales montrent tout d'abord le mycélium logé dans les dépressions séparant les cellules épidermiques. Les filaments se ramifient de très bonne heure (fig. 1 et 2), de façon à prendre possession du terrain, et ce n'est que lorsqu'à peu près toutes les cellules ont été entourées (fig. 3 et 4) que de nouvelles ramifications apparaissent.

Ces ramifications dont la position ne dépend pas forcément des cloisons du mycélium, cloisons irrégulièrement distancées d'ailleurs (fig. 9 et 10) sont habituellement plus grêles que les filaments mères ; elles naissent parfois très nombreuses côte à côte, pour se ramifier à leur tour de façons très variables.

Le mycélium s'étend en somme très facilement et très vite dans les dépressions intercellulaires, mais il éprouve toujours une grande difficulté à remonter le flanc des cellules. Ce n'est pas ailleurs qu'il faut chercher la cause de ces bizarres ramifications dont nous avons représenté les exemples les plus typiques (fig. 9, 10, 11, 12 et 13). Les ramifications auraient un diamètre égal aux filaments que nous pouvons appeler les *filaments primaires* si la puissance d'extension était la même dans les deux cas.

La poussée protoplasmique étant plus forte dans la direction du filament primaire, elle est diminuée d'autant dans le rameau latéral ; comme ce rameau ne s'allonge qu'avec difficulté, un deuxième naît à sa base, ce qui vient encore augmenter les difficultés. Et l'on en arrive ainsi à la production d'une série de ramuscules d'autant plus irréguliers et plus grêles que leur nutrition est moins facile.

En somme, les ramifications sont fines et souvent difformes parce qu'elles éprouvent une certaine difficulté à remonter les flancs de la cellule et cette difficulté existe surtout parce que les filaments primaires logés dans les dépressions s'allongent facilement, attirant à eux les matériaux nutritifs. La meilleure preuve que cette explication est la bonne, c'est que lorsque, fait relativement assez rare, les ramifications parviennent à se diriger suivant des lignes de niveau, leur diamètre tend à se rapprocher de celui des filaments mères. (Fig. 10.)

Quelle est la raison intime de ces particularités ? Comment se fait-il qu'un mycélium qui tend naturellement à se ramifier, ne remonte que difficilement la pente cependant peu abrupte des cellules épidermiques ? Cela tient sans nul doute à la difficulté de soulèvement de la cuticule.

Quand on examine des coupes transversales (pl. IV) fines et serrées, on est souvent frappé par la forme même des filaments

mycéliens qui, pour une cause ou pour une autre ne sont pas exactement logés dans l'axe de sa dépression correspondant aux cloisons verticales. Le tube au lieu de cylindrique qu'il est fondamentalement se déforme de façon à gagner le fond de la dépression où il ne tarde pas à s'arrondir de façon à revenir vers la forme géométrique originelle. Il est vrai que la cuticule dont l'élasticité est très limitée presse constamment sur ce tube qui s'aplatit plus ou moins du côté externe. (Fig. 1.)

Sur la face inférieure, en raison des nombreuses courbes que forment par leur réunion les sinuosités des membranes vues de face, les filaments mycéliens dont l'accroissement est rapide, s'écartent du thalweg (fig. 7 et 8, pl. III). Cet écartement est d'ailleurs d'autant plus facile que les cellules épidermiques inférieures sont bien moins convexes que les supérieures.

Il n'en est pas moins vrai que cette progression du mycélium inférieur est moins facile que du côté opposé, et conséquence toute naturelle, la poussée protoplasmique est relativement moins forte dans la direction du filament primaire. Cette poussée tend naturellement à s'exercer en ligne droite, mais à chaque pas le filament mycélien se trouve sollicité par deux forces : l'une qui l'invite à un allongement rectiligne, au-dessus de la cellule par conséquent, l'autre qui le sollicite à rester engagé dans la dépression sinueuse où il se trouve engagé.

Cette dernière peut l'emporter, mais il n'en est pas moins vrai que la force d'allongement se trouve réduite de ce chef. Il en résultera que les ramifications qui tendent constamment à se montrer seront plus robustes que sur la face supérieure ; elles seront souvent aussi fortes que les branches maîtresses (fig. 8, pl. III) lesquelles, par contre, seront fréquemment moins grosses que leurs correspondantes de la face supérieure.

En somme, à un certain moment de l'évolution du champignon, pour une quantité donnée de protoplasme, la surface intéressée par le mycélium est moins grande sur la face inférieure que sur la supérieure.

Il est difficile de concevoir une puissance d'allongement illimitée des filaments mycéliens. Si nous admettons pour un instant que la quantité de mycélium issu d'une spore soit fixe dans tous les cas, nous aurons des taches plus circonscrites sur la page inférieure que sur la supérieure, ce qui est bien conforme à la réalité. Il est vrai qu'il faut tenir compte d'un autre facteur plus important, le nombre des spores.

Si la face supérieure est encore assez souvent couverte par le mycélium alors que des taches isolées se constatent simplement sur l'inférieure, cela tient surtout à la dissémination plus facile des semences par l'eau.

Les taches grandissent non pas seulement par l'extensoin

progressive d'un thalle ou d'une spore unique, mais par confluence de thalles différents et même souvent par pénétration de mycéliums issus de spores provenant de périthèces formés sur la tache primitive. Ces spores qui sont émises en grand nombre lors de la maturation des périthèces — lesquels évoluent avec une grande rapidité — peuvent même être disséminées sur toute la surface foliaire par les pluies ou les fortes rosées. La face inférieure, au contraire, n'est que difficilement mouillée d'une manière uniforme. De plus, la situation si fréquente des premières taches inférieures, en face des sinus, indique bien que ces taches sont en quelque sorte filles des supérieures. Elles sont fréquemment produites par les spores amenées par l'eau de la face supérieure qui glisse peu à peu sur l'épiderme inférieur. Il n'est pas rare, en effet, de voir apparaître les taches de la face inférieure beaucoup plus tardivement que celles de la face supérieure. Cela n'est pas sans avoir une certaine influence sur la capacité d'extension du mycélium entravée par la différenciation progressive de la membrane épidermique, par sa plus parfaite cutinisation. Il va sans dire qu'au moment où les périthèces formés sur ces premières taches émettront leurs spores, cette cutinisation sera encore plus profonde, ce qui gênera d'autant les inoculations postérieures.

Quoiqu'il en soit, le mycélium arrive à recouvrir l'épiderme d'un réseau de filaments qui ne s'enchevêtrent jamais. Il n'y a même jamais d'anastomose au sens vrai du mot, mais simple contact, ce qui n'empêche pas la formation d'une lame parfois entièrement continue comme on peut le constater de préférence sur les pétioles où, plus encore que sur la face inférieure du limbe, les ramifications ressemblent aux filaments primaires (fig. 10, pl. III). A considérer cependant la fig. 5, pl. III, il semblerait que les filaments mycéliens puissent s'anastomoser. Ces anastomoses s'effectueraient de préférence entre filaments du même ordre (fig. 5 *a*), rarement entre filaments primaires, plus souvent entre les ramifications d'ordre secondaire (fig. 5, *b*). Lorsqu'au contraire, ces dernières arriveraient au contact des filaments primaires, elles tendraient à les suivre sans se souder, profitant ainsi du chemin tracé.

Ce dernier fait est certain ; quant au premier, il n'est qu'apparent. Au lieu d'anastomose entre deux rameaux *r* *r'* directement (fig. 5 *a*.) ou indirectement par l'intermédiaire de branches latérales *l* *l'* (fig. 5 *b*) on a simplement là un exemple de ramification déterminée par la configuration du milieu, la branche tendant à cheminer parallèlement au filament mère, à côté de lui ou à une certaine distance, dans une dépression nouvelle.

Il arrive fréquemment aussi qu'un filament primaire vienne

à en rencontrer un autre à peu près normalement. L'arrivant se trouve lui aussi invité à suivre le premier dans sa marche ; il ne le fait que si la cuticule est capable de se décoller sur une plus grande largeur. Plus souvent peut-être, le contact de deux filaments à direction perpendiculaire a pour résultat d'obliger le dernier à se résoudre en une série de ramifications qui tendent à remonter la pente des cellules épidermiques. C'est là encore l'une des causes de ces ensembles bizarres que nous avons représentés (fig. 9, 10, 11.)

Sur les nervures des feuilles, le mycélium présente souvent une particularité qu'il est bon de signaler..

Beaucoup de champignons, on le sait, développent leur mycélium en palmettes, cela surtout dans les organes riches en matières nutritives telles que les grains de raisin en ce qui concerne le *Plasmopara viticola* (1), les parenchymes nerviens de la feuille pour le *Plasmopara ribis* (2), etc..

Des palmettes de même nature se constatent chez le *Venturia circinans* (fig. 14 a 9), mais il s'en faut que leur origine doive être recherchée directement dans l'abondance des éléments nutritifs. Nous ne voyons pas de cause autre que la difficulté d'extension du mycélium. Arrivant plus ou moins obliquement sur les cellules rectangulaires supérieures aux nervures, cellules à cuticule plus épaisse et plus adhérente qu'ailleurs, le mycélium est arrêté dans son accroissement linéaire. (Fig. 14) Il se ramifie très abondamment au voisinage immédiat de l'obstacle d'abord, puis plus en arrière, et de véritables plaques mycéliennes formant presque une lame de pseudo-parenchyme en arrivent à se constituer. Ce qui montre bien la véracité de cette hypothèse, c'est que des filaments, plus vigoureux sans doute, arrivent à franchir l'obstacle. Ils ne se ramifient plus alors jusqu'à ce qu'une nouvelle barrière se présente. Cette barrière est constituée par la cloison de la cellule suivante qui, placée au fond d'une dépression, laisse difficilement soulever la cuticule. Conséquence toute naturelle : un nouvel arrêt de développement entraînant ou tendant à entraîner la production des ramifications dont quelques-unes seulement arriveront à franchir la barrière suivante.

Cette observation paraît donc contredire l'explication que nous avons donnée plus loin, puisqu'ici les filaments mycéliens paraissent cheminer plus aisément sur le dos des cellules que dans les dépressions qui les séparent. On saisira facilement la cause de ces divergences quand on aura remarqué que le rayon de courbure du dôme épidermique est beaucoup plus grand que celui de la dépression.

Il en résulte que notre hypothèse se trouve confirmée au lieu d'être détruite.

(1) PRILLIEUX (*Maladies des Plantes agricoles*, t. I.)

(2) MAUGIN (*Recherches anatomiques sur les Peronosporées*.)

Une autre preuve nous en est fournie par l'observation des filaments mycéliens arrivant obliquement et non plus normalement à la direction générale des cellules (fig. 14 b.) On n'observe plus aussi nettement, il s'en faut, la formation de palmettes. C'est tout au plus si le mycélium est arrêté dans sa marche quand il arrive au thalweg. D'ailleurs, que la direction de croissance soit normale ou oblique à la direction des cellules, il se trouve toujours des rameaux qui détournent à leur profit le courant protoplasmique ; ils se lancent résolument dans la direction de la dépression au lieu de s'essayer à la traverser ; ils se développent rapidement alors, deviennent robustes comme nous avons vu le fait se produire sur l'épiderme du mesophylle.

Sur le pétiole d'ailleurs, il n'est pas rare de voir la direction générale de croissance s'effectuer non plus parallèlement à l'axe, mais suivant une hélice, de façon à vaincre plus facilement la résistance opposée par la cuticule dont le soulèvement est nécessaire à la progression du mycélium.

C'est donc une raison purement mécanique et non pas une raison d'ordre chimique qui est la cause de la formation des palmettes.

Ces productions ne sont pas dues à une nutrition particulièrement facile, bien au contraire, ; *elles sont provoquées par des difficultés de croissance*. Une surface donnée nourrit plus de mycélium qu'à l'ordinaire, mais l'ensemble du thalle serait plus développé s'il n'avait pas été entravé dans sa croissance.

D'ailleurs, ces palmettes peuvent s'observer autre part que dans le cas indiqué. On voit parfois, même en dehors des nervures, le mycélium se dilater beaucoup tout en prenant des contours très irréguliers ; il nous paraît difficile de voir là autre chose qu'un arrêt de développement.

C'est qu'en effet le *Venturia circinans* ne s'attaque qu'aux tissus bien vivants. Lorsque le mycélium rencontre des cellules mortifiées par une cause ou par une autre, il sait fort bien les contourner pour se multiplier ailleurs. Cela se constate même dans les cas de mort sous sa propre action. Il arrive, par exemple, qu'une spore germe et donne naissance à un mycélium à croissance lente ; une autre spore pourra germer à une certaine distance et donner naissance à un mycélium vigoureux, ce dernier saura fort bien contourner la région mortifiée, envahie en premier lieu (fig. 19.) (Le champignon ne peut pas vivre en saprophyte.)

Qu'une extrémité mycélienne soit ainsi arrêtée dans son développement, la poussée protoplasmique continuant à s'exercer aura pour effet plus ou moins immédiat la dilatation

(1) Il s'agit en l'espèce d'un thalle abortif ; il restera stérile.

de cette extrémité. Le filament deviendra alors plus ou moins variqueux, chaque renflement devant être considéré comme un essai de ramification empêchée par le difficile décollement de la cuticule. On aboutit ainsi soit à de véritables palmettes si les ramifications arrivent à prendre leur essor (fig. 16 a), soit à des ensembles coralloïdes dans le cas contraire (fig. 16 b et fig. 17.)

Le thalle entier devient quelquefois aussi coralloïde, il est vrai qu'il est dans ce cas toujours réduit. Nous en avons représenté quelques exemples (fig. 18) que l'on attribuerait au simple examen à une surabondance de nutrition.

S'il en était ainsi cependant, on devrait s'attendre à les rencontrer chez les feuilles jeunes sur lesquelles le mycélium s'étend avec le plus de facilité. Il n'en est rien ; on les trouve de préférence sur les feuilles âgées et il n'est pas rare de voir ces lames coralloïdes entourées par un mycélium tubuleux des plus réguliers. Le mycélium coralloïde se trouve désormais emprisonné (fig. 19.) ; il ne peut plus s'étendre, il continue simplement à végéter sans s'accroître horizontalement d'une façon sensible (1). Ce n'est que lorsque la barrière également mycélienne s'établit à une distance assez grande que des rameaux finissent par vaincre l'obstacle opposé par la cuticule et s'étendent en se ramifiant à la manière ordinaire dans tout l'espace qui leur est laissé libre.

Les phénomènes dont nous venons de parler sont relativement rares ; le plus souvent la spore qui germe à peu près indifféremment par l'une ou l'autre de ses extrémités, parfois par les deux à la fois, donne naissance à un mycélium tubuleux qui ne tarde pas à se ramifier pour progresser le long des dépressions intercellulaires (fig. 20.)

C. PÉNÉTRATION.

Le mycélium issu de la spore chemine fort peu de temps à la surface de l'épiderme. Les spores qui sont plus ou moins agglutinées par un mucus callosique sont naturellement distribuées irrégulièrement à la surface de l'épiderme. Elles germent de très bonne heure et là où le hasard les a placées, bien qu'elles soient fréquemment amenées par l'eau de pluie ou de rosée dans les dépressions intercellulaires.

Le tube germinatif pénètre dans la dépression presque verticalement et il est facile de le voir par transparence progresser rapidement au dessus de la cuticule (fig. 23, pl. IV). Si la germination se fait au contraire sur les flancs de la cellule, il est rare de voir le mycélium pénétrer immédiatement. Il rampe

(1) La progression horizontale empêchée par l'enserrnement du thalle peut être remplacée par l'extension verticale des rameaux naissant sur le mycélium primitif pour pénétrer plus ou moins profondément dans l'épiderme ou le mesophylle, comme nous le verrons plus loin.

à la surface jusque dans la dépression où la pénétration s'effectuera encore.

C'est donc à des raisons d'ordre physique qu'il faut attribuer la localisation des points de pénétration.

Cette pénétration ne s'accomplit pas forcément dans tous les cas de germination des ascospores. Il n'est pas rare de voir des filaments mycéliens fort étendus à la surface même de la cuticule. Les spores ne sont en effet pas projetées à l'extérieur comme chez tant de champignons du même groupe des sphériacées. Le périthèce est pourvu d'une ostiole régulièrement arrondie qui se forme de bonne heure par gélification de la paroi. L'eau peut alors pénétrer facilement à l'intérieur ; elle provoque le gonflement du sommet des asques qui se gélifient à leur tour. Les spores sont ainsi entraînées au dehors par simple débordement du liquide mucilagineux remplissant le périthèce. C'est l'eau qui les distribuera à la surface des organes. Si les gouttes en sont peu volumineuses, il est évident que les spores provenant des périthèces du centre d'une tache seront en grande partie déposées aux alentours immédiats des conceptacles, dans une région par conséquent où elles ne trouveront pas de place pour évoluer d'une façon convenable. Elles n'en seront pas moins capables de germer sur place, mais le mycélium qui en sortira ne pénétrera pas ; il rampera à la surface du substratum en se ramifiant peu, comme s'il cherchait par tous les moyens à gagner au plus tôt un endroit vulnérable, et ne tardera pas à périr faute d'aliments si la distance à parcourir est trop grande. Il n'est même pas rare de voir des filaments nés de cette façon et ayant atteint la périphérie des plages malades, perdre toute activité vitale bien qu'ayant atteint une région en état de réceptivité. Ce mycélium grêle, mal nourri, n'est plus assez vigoureux pour sécréter en quantité suffisante la diastase nécessaire à la dissolution locale de la cuticule. Il en est de même dans les plages précédemment atteintes où la cuticule plus ou moins complètement décollée, désormais morte par conséquent, doit être bien plus difficilement attaquable par un champignon parfaitement adapté à la vie parasitaire.

D. — PROGRESSION DU MYCÉLIUM.

La pénétration se fait nécessairement par voie chimique, mais comment progresse le thalle ? Chemine-t-il en s'insinuant entre la cuticule et la membrane cellulosique pour les séparer d'une façon purement mécanique, l'une lui servant d'abri. l'autre de soutien et d'intermédiaire dans l'absorption des matières nutritives ? Ou bien, au contraire, y a-t-il digestion de l'une ou l'autre des substances, cutine et cellulose, qu'il rencontre sur son passage ?

Le soulèvement de la cuticule par les filaments mycéliens

(voir les coupes transversales pl. IV.) montre, d'une façon incontestable que la progression se fait par voie mécanique, mais en faisant agir convenablement la benzoazurine et l'acide lactique selon la méthode que nous avons indiquée plus haut, il est facile de s'assurer que la progression se fait en même temps par voie chimique, au début.

Nous représentons (fig. 13, pl. IV,) quelques extrémités de filaments mycéliens montrant bien cette digestion terminale. Tandis que les membranes normales sont régulières et restent incolores après l'action suffisamment prolongée de l'acide lactique, que les tubes mycéliens sont eux-mêmes très réguliers, on voit vers leur extrémité la membrane cellulosique diffuser, le mycélium entouré d'une sorte de gaine grumeleuse, teinte en bleu, dans laquelle plonge la pointe mycélienne. On peut même voir, en s'aidant d'un grossissement convenable, un véritable sillon dans lequel s'insinue le mycélium, les produits du creusement étant rejetés sur les côtés pour être sans doute absorbés plus tard, puisqu'on n'en trouve plus trace à une certaine distance du sommet.

Il est bon dans tous les cas de noter cette modification dans la composition chimique de la membrane, modification peut-être plus apparente que réelle, car la fixation de la Benzoazurine dans la réaction indiquée n'est peut-être qu'un indice de dissociation. Il y a de fortes probabilités pour que les substances qui entrent dans la constitution de la membrane cellulaire ne soient pas assimilables au même degré. Il est très possible que le parasite fasse d'abord un premier choix, que certaines matières soient d'abord assimilées, le vide étant laissé de côté, soit momentanément, soit pour toujours. De nouvelles recherches sont à entreprendre pour nous éclairer sur ce point de physiologie.

Quoiqu'il en soit, la gaine dont nous venons de parler est peu étendue en longueur comme en diamètre et cela d'autant moins que les ramifications sont plus rapprochées, ce qui montre une fois de plus que ces ramifications se forment sous la dépendance même de l'activité du thalle : Elles sont d'autant moins nombreuses que la végétation est plus active.

Il est bon de noter que la présence d'une gaine fixant la benzoazurine est corrélative d'un aspect particulier du mycélium. La membrane toujours mince y est nettement visible grâce à la coloration du contenu plus intense que celle de la gaine, surtout dans sa portion interne. Ce contenu granuleux est bien différent de celui des cellules mycéliennes plus âgées ; il est dans tous les cas beaucoup plus résistant à l'action des réactifs employés.

A une faible distance de l'extrémité, le tube mycélien est coloré dans sa membrane seulement, mais alors d'une façon plus intense ; tous les intermédiaires s'observent d'ailleurs entre

ces deux extrêmes comme le montrent les fragments représentés fig. 12, où l'on voit, en *a* par exemple, des granulations éparses de plus en plus rares succéder au contenu presque homogène, quoique granuleux, de l'extrémité.

D'ailleurs tous les sommets mycéliens n'ont pas l'aspect que nous venons d'indiquer ; certains d'entre eux, au lieu de présenter la gaine diffuente et bleuie par la Benzoazurine en sont totalement dépourvus, l'extrémité tendant à s'arrondir au lieu de s'effiler pour creuser plus aisément le chemin que suivra le mycélium. *Ces renflements terminaux sont l'indice d'un arrêt de développement.*

Mais il y a plus encore. Si l'on examine une étendue suffisante du pourtour d'une plage mycélienne, on remarque que dans certaines régions les terminaisons sont grêles et peu ramifiées, avec leur contenu vivement coloré. Il en est d'autres moins avancées dans lesquelles la Benzoazurine ne s'est fixée que sur des granules épars, arrondis ou ovoïdes, parfois étran-glés comme des leucites en voie de division. Ces terminaisons sont beaucoup plus robustes que les premières ; leur sommet est beaucoup moins effilé, parfois même renflé en tête ; les ramifications y sont beaucoup plus nombreuses et l'on peut voir les granules colorés se porter de préférence vers les points de ramification. Bien plus, quelques uns d'entre eux, ou l'un seulement, dans ce cas beaucoup plus gros, se remarquent souvent accolés à la membrane, en des points légèrement soulevés. Les choses paraissent donc se passer comme si ces granules étaient la cause directe de ces hernies que nous considérons comme l'ébauche des ramifications du thalle.

Ces granules ne sont autre chose que des gouttelettes de matières grasses, comme en témoigne la fixation du soudan (1). Ce sont évidemment des matières de réserve utilisées à la croissance du thalle. Comme on ne les rencontre que de temps à autre, il est permis de supposer que leur dénot correspond à une interruption dans le développement.

La progression du thalle ne se fait pas uniquement par voie chimique ; la meilleure preuve, c'est que la cuticule est soulevée comme le montrent les coupes transversales (pl. IV). Mais la membrane cellulosique elle-même présente souvent des traces de l'action mécanique exercée sur elle par le mycélium.

C'est qu'en effet, une fois que le sommet végétatif a creusé le sillon de pénétration, le filament grossit en arrière et si le sillon est suffisamment profond en même temps que la cuticule

(Depuis le dépôt de ce travail, Guéguen, dans une note publiée dans le *Bulletin de la Société mycologique* (15 septembre) recommande l'emploi du soudan lactique comme réactif histologique des inclusions oléagineuses des tissus fungiques

suffisamment résistante, le mycélium sollicité par trois forces, deux physiques, la troisième chimique, agissant toutes dans le même sens, arrive, après avoir digéré la plus grande partie de l'épaisseur de la membrane commune des cellules épidermiques, au contact de la lamelle moyenne, à écarter les membranes de deux cellules contiguës. Or, comme ces membranes sont pourvues de ponctuations (bien mises en évidence par la coloration au Rouge Congo) et que ce mycélium a une tendance naturelle très prononcée à se ramifier, il arrive que des hernies se forment suivant ces ponctuations, pouvant même pénétrer dans les cellules épidermiques à la façon de suçoirs.

On a encore d'autres exemples de pénétration mécanique suivant la digestion des composés cellulotiques et celluloseptiques. La fig. 7 (pl. IV) montre par exemple des cellules épidermiques correspondant au collenchyme des nervures. Deux filaments mycéliens se sont trouvés côte à côte dans la dépression de deux cellules ; ils ont digéré une très forte épaisseur de la membrane, après quoi la cuticule, pressant sur eux en raison même de sa trop faible élasticité, les oblige à s'étirer dans la direction du centre de la cellule, de façon à provoquer la séparation des éléments.

Plus net encore est le cas représenté dans la fig. 5, où l'on voit le pseudo-parenchyme évoluant en périthèce, descendre entre deux cellules épidermiques dont les membranes respectives sont obligées de se plisser par suite de l'effort irrégulier exercé sur elles.

Nous avons parlé plus haut de la difficulté qu'avaient les filaments mycéliens à remonter le flanc des cellules épidermiques.

Que l'on suppose une poussée protoplasmique très forte, corrélative d'une pression cuticulaire suffisamment intense pour la contrebalancer. Il est de toute évidence que la cellule, dans son ensemble, sera poussée vers l'extérieur, déformée au point d'être amenée à une forme plus ou moins conique (fig. 4) (1). Que l'on suppose en plus le mycélium logé dans les dépressions entourant la cellule envisagée capable de digérer la membrane commune des cellules épidermiques, et l'on ne sera pas étonné de voir les cellules contiguës se séparer l'une de l'autre par une fente qui pourra atteindre toute la longueur de la cloison transverse (fig. 4, b).

La pression exercée par le mycélium sur le pourtour des

(1) Nous insistons à dessein sur cette déformation, d'ailleurs rare, des cellules épidermiques, car on pourrait au simple examen voir là un de ces cas d'hypertrophie limitée dont on a tant d'exemples en pathologie végétale. Contrairement à ce qui se passe chez des organismes voisins par le mode de vie (voir plus haut le chapitre consacré au Black-Rot), le champignon qui nous occupe en ce moment n'exerce sur les cellules au dessus desquelles son thalle se développe aucune excitation morphologique appréciable.

cellules épidermiques ordinaires peut donc avoir des conséquences directement perceptibles au simple examen microscopique. Mais ne peut-elle pas, en s'exerçant sur des cellules physiologiquement différenciées, provoquer des désordres d'une importance plus grande encore ?

E. — INFLUENCE DES POILS ET DES STOMATES SUR LA CONSTITUTION DU THALLE.

Nous n'avons nullement parlé jusqu'ici des éléments épidermiques différenciés en poils ou en cellules stomatiques. Les poils ne sont jamais envahis. Les filaments mycéliens les contournent, toujours impuissants qu'ils sont à remonter leurs parois (fig. 21 a, pl. III). Il est vrai que la faible activité vitale de ces prolongements épidermiques doit intervenir pour une large part dans leur état de non réceptivité.

Quant aux stomates, on sait que chez les plantes qui nous occupent ils sont répartis sur les deux faces, moins nombreux cependant sur la face supérieure.

Notablement surélevés par rapport au niveau de l'épiderme, le mycélium les contourne aussi très habituellement, de sorte que même dans le cas de recouvrement quasi-général, les stomates sont souvent lisses (fig. 21). Cela est d'ailleurs fort heureux pour la plante dont les échanges gazeux peuvent alors continuer à s'exercer librement, malgré la présence du parasite.

Il est des cas cependant où la résistance est vaincue et où les branches mycéliennes pénètrent sous la cuticule des cellules stomatiques, jusqu'au voisinage immédiat de l'ostiole (fig. 21, d, f.) Il est vrai que la contractilité des cellules stomatiques est peut-être capable de contrebalancer les efforts de pression des éléments mycéliens. C'est peut-être même la raison principale pour laquelle ces éléments restent si fréquemment à l'abri des atteintes directes du parasite. Peut-être que les mouvements ostiolaires correspondant aux variations de turgescence des éléments stomatiques interviennent en amenant une continuelle instabilité du terrain défavorable à la progression mycélienne.

La situation surélevée de l'ensemble stomatique doit également jouer un rôle ; les cellules du stomate doivent bien se comporter à ce point de vue tout comme les cellules épidermiques normales.

Il faut d'autre part tenir compte de ce fait que par rapport aux éléments voisins les cellules stomatiques (cellules épidermiques renouvelées) sont orientées de façon telle qu'il doit se produire ici ce que nous avons vu se passer au dessus des nervures, *l'extrémité mycélienne tend constamment à s'engager dans le chemin qui forme l'angle le plus faible avec la direction générale du filament.*

Ajoutons enfin qu'en raison de la constitution même du

stomate, le bord de l'ostiole constitue un point fixe, ou presque, vis à vis du soulèvement cuticulaire dans la portion libre. Le mycélium qui s'engage sous la cuticule du stomate doit donc éprouver de ce chef une difficulté d'extension. Et il est naturel de voir la poussée protoplasmique revenir en arrière, s'employer à l'allongement dans un autre sens.

F. MYCÉLIUM PROFOND.

On a vu plus haut que les ramifications mycéliennes pouvaient arriver à se faire jour à l'intérieur des cellules épidermiques, mais en traversant les cloisons latérales. C'est là un fait relativement très rare. Le champignon peut parfaitement se reproduire, accomplir son cycle de développement complet en restant localisé à la surface de l'épiderme. Cela ne veut pas dire qu'il soit impossible de trouver du mycélium ailleurs.

Il n'est point rare en effet de le voir s'engager dans les cloisons transverses des cellules épidermiques, comme le montre la fig. 6, *e*, pl. IV. C'est le plus souvent au point de convergence des cellules, aux angles de réunion, que se fait la pénétration ; mais peu après la pénétration, les filaments mycéliens pourront occuper n'importe quelle situation au sein des cloisons épidermiques verticales (fig. 11). Cette situation angulaire de première pénétration n'est d'ailleurs pas exclusive ; on voit même assez fréquemment plusieurs filaments descendre côte à côte sur l'emplacement de la lamelle moyenne, de façon à constituer des plaques qui paraissent au simple examen logées dans la cellule épidermique (fig. 8). Le fait se produit d'ailleurs, soit que la poussée très forte amène la rupture d'une des membranes en contact, soit qu'une véritable digestion s'accomplisse. Il peut se faire aussi que des pelotes mycéliennes (fig. 10, *a*) se forment dans l'épiderme pour de là cheminer à l'intérieur du mésophylle ou au contraire s'arrêter dans leur évolution végétative et devenir le point de départ d'un périthèce. Ces filaments ayant pénétré dans la cellule épidermique en gagnent rapidement la partie inférieure, cherchant à en percer la paroi, comme le montrent les digitations dont leur extrémité est pourvue (fig. 11, *a*).

La pénétration est souvent fort difficile et le filament mycélien, désormais emprisonné dans une cellule, ne pourra en sortir qu'avec beaucoup de difficulté. Il rampera sur la paroi inférieure, se ramifiera pour chercher le point vulnérable et ce n'est que par des coupes soigneusement sériées que l'on pourra se rendre compte de l'origine exacte des tubes mycéliens rencontrés ainsi sur le plancher de l'épiderme (fig. 9, *b*).

Certains rameaux arriveront à la longue à percer la membrane constituant ce plancher (fig. 11, *b et c*) ; ils ne tarderont pas

à se diriger vers les méats situés entre la cellule épidermique et les cellules sous-jacentes pour de là se glisser entre les éléments du mésophylle. Ce sont là des faits qui se constatent surtout dans le parenchyme palissadique (fig. 10) ; bien plus rares sont les cas de pénétration du tissu lacuneux.

Il n'y a pas de digestion apparente des membranes ni même de déformation bien sensible des cellules ; le mycélium se loge de préférence dans les méats qu'il remplit, se moulant sur les cellules voisines qui peuvent cependant être légèrement comprimées (fig. 10, c, coupe transversale des palissades). Il s'ensuit que le mycélium est plus irrégulier à l'intérieur des parenchyms que dans la région sus-épidermique.

Bien rares sont les cas de pénétration à l'intérieur des cellules ; on peut cependant observer çà et là des sortes de suçoirs (1), d'ailleurs peu développés, à l'intérieur des cellules.

Le mycélium, ici comme dans tous les cas, semble bien se conformer à l'universel principe du moindre effort. Trouvant une ouverture naturelle, il s'y engage ; ayant devant lui, à la fin du méat, une barrière de composés pectiques facile à vaincre, il s'y attaque plutôt que de s'épuiser dans la dissolution ou dans la rupture de la membrane cellulosique dans une direction plus ou moins normale à la direction générale de la poussée plasmique.

La nutrition du mycélium se fait donc presque uniquement par osmose double, les matières nutritives ayant à traverser les parois propres des cellules avant d'arriver au mycélium. Cela n'empêche pas le mycélium d'amener la mort rapide des tissus lorsqu'un temps humide favorise sa progression dans le mésophylle.

G. — ACTION SUR LES TISSUS.

L'action du parasite sur les tissus de l'hôte ne nous présente rien de bien intéressant à signaler. Lorsque les cellules meurent, la décomposition du contenu qui en est la conséquence naturelle se fait suivant le processus commun, processus bien mal connu d'ailleurs qui ne nous révèle rien de particulier à signaler. Les chloroleucites se désorganisent rapidement ; la phase préalable du jaunissement est de courte durée et n'est même pas suivie de dégénérescence huileuse caractérisée. La dégénérescence pigmentaire du contenu cellulaire elle-même est une exception ; il y a de temps à autre production d'anthocyane, notamment dans les parenchyms périphériques du pétiole.

Il faut noter en outre un petit détail à propos du collenchyme du pétiole et des grosses nervures.

(1) Nous les considérons comme des ébauches de ramifications accidentelles et non comme de vrais suçoirs, rameaux à croissance limitée et différenciés en vue de l'absorption.

Il arrive fréquemment, même dans les cas de localisation du mycélium à la surface de l'épiderme, que les tissus sous-jacents non atteints directement soient atteints de dégénérescence *pectique* (fig. 6 *b*, pl. IV). La lamelle moyenne se dissout ; des méats parfois très volumineux se forment avec de place en place des gouttelettes mucilagineuses facilement mises en évidence dans l'étude rapide des plages malades au Bleu coton qui leur communique une teinte d'un bleu verdâtre. La fixation du rouge de Ruthénium ne permet pas de se méprendre sur leur nature.

H. — RÉSUMÉ.

Le *Venturia circinans* nous présente après le Black-rot l'un des exemples les plus nets de l'influence physique du substratum sur la conformation du thalle.

Comme le mycélium du *Guignardia Bidwelli*, celui du *Venturia* est colorable par la Benzoazurine et le Bleu coton.

Le thalle peut être partie interne, partie sous cuticulaire.

La portion interne fait souvent défaut, ce qui n'empêche nullement la reproduction de s'effectuer à la manière ordinaire, par formation de périthèces. Son développement est accidentel.

Le développement du thalle sous cuticulaire comprend trois phases :

a) une première *phase d'exploration* à l'aide de filaments logés dans les dépressions épidermiques ;

b) une deuxième *phase de prise de possession* durant laquelle, comme chez le *Guignardia*, il se constitue un réseau dont les contours correspondent exactement à ceux des cellules épidermiques ;

c) une troisième *phase de remplissage* ou de *recouvrement* durant laquelle les mailles du réseau arrivent à se réduire de façon à tendre à recouvrir l'épiderme d'une lame mycélienne continue.

Le passage de la deuxième phase à la troisième s'effectue de façon variable, la convexité des cellules épidermiques rendant leur recouvrement d'autant plus difficile que les filaments mycéliens s'écartent davantage des courbes du niveau.

Contrairement à ce que disent les auteurs, la face inférieure est attaquée comme la supérieure. Les pétioles eux-mêmes sont atteints.

L'influence de l'arrangement des cellules épidermiques est moins nette sur la page inférieure que sur la supérieure.

Ces différences tiennent à la moindre convexité des éléments épidermiques ainsi qu'à leurs contours flueneux au lieu de rectilignes.

Les stomates et les poils sont une cause d'irrégularisation du thalle.

Il en est de même des nervures à cause de l'épiderme dont les éléments à membranes plus épaisses sont autrement orientés.

Le développement de palmettes ou d'ensembles coralloïdes, dans ces régions est motivé par des difficultés d'expansion.

Sur le pétiole la progression du thalle devient hélicoïde par suite de la plus forte épaisseur et de la plus grande adhérence de la cuticule.

La progression du thalle se fait à la fois par voie mécanique et par voie chimique.

La pénétration verticale se fait de préférence aux angles de réunion des cellules épidermiques.

Le mycélium peut devenir accidentellement intra épidermique.



CHAPITRE IV

STIGMATEA ROBERTIANI Fr.

(PLANCHE V)

A. — INTRODUCTION.

Il convient d'étudier le *Stigmatea Robertiani* immédiatement après le *Venturia circinans*, cela pour deux raisons. La première, c'est que les deux parasites sont relativement très voisins au point de vue systématique (1), la seconde, c'est qu'ils s'attaquent tous les deux à des *Géranium* : *Geranium rotundifolium* pour le *Venturia*, *Geranium Robertianum* pour le *Stigmatea*.

À l'œil nu les périthèces seuls sont visibles ; ils se présentent sous le même aspect de petits points noirs proéminents que ceux du *Venturia*. Comme ces derniers ils sont distribués suivant des plages irrégulières que nous avons le plus souvent observées sur la face inférieure des segments foliaires et même du pétiole, au voisinage du limbe de préférence.

Les manifestations extérieures du mal sont les mêmes dans les deux cas ; aussi ne voyons-nous pas bien pourquoi Saccardo considère cette espèce comme parasite des feuilles bien vivantes

(1) *Venturia* et *Stigmatea* prennent place dans le même groupe des *Sphæriacées Hyalodidymées* de Saccardo. Il est vrai que, contrairement à l'épymologie les ascospores du *Stigmatea* sont très légèrement teintées en jaune (*sporidis hyalinis flavescentibus*, Sacc. Sylloge I p. 541) alors qu'elles sont incolores dans le *Venturia* (*Sporidis subhyalinis*, Sacc. Sylloge I p. 592).

On sait que la distinction générique est basée sur les périthèces pourvues de soies raides autour de l'ostiole chez les *Venturia*, alors qu'elles sont complètement défaut chez les *Stigmatea*.

Ce genre *Stigmatea* a été créé par Fries en 1849 (*in summa vegetabilium Scandinavia*). No re espèce qui devenait alors congénère du *Venturia circinans*, le genre *Venturia* n'ayant été créé que 12 ans plus tard par Cesati et de Notaris (op. cit.) avait été tout d'abord rangée par le même auteur dans le genre *Dothidea* (*in Systema mycologicum*) et nous avons déjà vu qu'il en était de même pour le *Venturia circinans* (*Dothidea Robergei* Desmaz.)

Ajoutons pour être complet qu'à l'époque où Fries la classait dans le genre *Dothidea*, Gréville en faisait un *Cryptosphaeria* (*C. nitida*, in *The scott. & ypplog. Flora*). Bien après la création du genre *Stigmatea* d'ailleurs, Bonorden en faisait un *Hormotheca* (*H. Geranii*, in *Abhandl. aus d. Geb. d. mykol.* 1870.)

(in *foliis adhuc vivis*, Sylloge I, p. 541), alors qu'il regarde la première comme s'attaquant seulement à des feuilles languides (voir p. 46 de ce travail).

Le développement du thalle est également comparable dans les deux espèces. Si cependant le mycélium du *Venturia* arrive de temps à autre à pénétrer dans le mésophylle, provoquant alors des altérations plus profondes qu'à l'ordinaire, décolorant la feuille pour produire ensuite la mortification des plages envahies, jamais nous n'avons pu déceler la moindre trace de mycélium entophytique chez le *Stigmatea*. Son action parasitaire est alors réduite au minimum, les feuilles atteintes vivant souvent autant que les feuilles normales, sans qu'aucun changement de coloration ne vienne déceler la présence d'un organisme étranger. C'est peut-être en raison de cette particularité que Saccardo a cru devoir introduire dans sa diagnose les caractères différentiels plus haut cités. Néanmoins, et cela plus encore peut-être que chez le *Geranium rotundifolium* parasité par le *Venturia*, les feuilles malades du *Geranium Robertianum* se présentent avec un aspect frisé tout à fait insolite qui les fait reconnaître à distance. Cela tient à l'étrétesse des lobes qui, envahis sur la majeure partie de leur surface et gênés en ces régions dans leur développement, se gondolent, se frisent avec la plus grande facilité.

B. — DÉVELOPPEMENT DU MYCÉLIUM DANS LE LIMBE.

Plus encore s'il est possible que chez le *Venturia circinans*, le thalle est dans sa conformation générale sous la dépendance étroite de l'architecture épidermique. Les cellules épidermiques abritent le mycélium entre la cuticule et la couche cellulosique sous jacente, d'abord uniquement suivant la ligne déprimée qui coïncide avec chacune des cloisons verticales.

Nous ne représentons qu'une seule coupe transversale pratiquée dans une région depuis longtemps envahie (fig. 11). La marche générale du développement ressort assez clairement de l'examen des coupes tangentielles. Au début, d'ailleurs, le dessin des coupes transversales aurait été la simple reproduction de l'exemple précédent.

Vues en place, les cellules épidermiques schématiquement rectangulaires ont des parois flexueuses constituées par une succession de sinuosités diverses à faible courbure. Les filaments mycéliens paraissent exactement moulés sur ces cloisons, logés qu'ils sont, au moins dès leur début, au dessus de la lamie verticale qui est comme nous venons de le dire un peu enfoncée par rapport au plan général. Il en résulte la formation d'un réseau dont nous avons représenté une portion périphérique par la fig. 1. Dans le *Venturia circinans*, cela du moins sur la page supérieure, il en était bien ainsi. Les cellules épidermiques

étant en plan disposées en mosaïque, le filament primaire (fig. 1 et 2, pl. III) était forcément flexueux ou plutôt dirigé suivant une ligne brisée à éléments rectilignes. A chaque nouvelle cloison correspondait au moins une tentative de ramification et l'extrémité paraissait par ce fait même se diviser dichotomiquement, le rameau n'éprès du sommet du filament s'accroissant au point de ne pouvoir en être distingué qu'à son début. Cela tient à la similitude des angles de divergence du sommet du filament mère et sa dernière ramification, par rapport à la portion du filament placée en amont.

Il semble bien qu'il en soit de même à certains moments dans le cas qui nous occupe (a, fig. 1), mais dans la généralité des cas, les choses se passent différemment. A ne considérer une extrémité bifurquée (fig. 2) qu'à un faible grossissement, on pourrait conclure à la dichotomie terminale, mais l'observation attentive montre que le filament se partage en deux rameaux *r. r'* à une distance notable du point d'apparente bifurcation. Il y a en réalité production de rameaux latéraux qui cheminent parallèlement à la branche mère et ne s'en dégagent que lorsque les circonstances le permettent. Qu'une nouvelle dépression se présente et le rameau s'y engagera ou tendra à s'y engager ; son évolution pourra dès lors se poursuivre librement et on conçoit qu'elle puisse à partir de ce moment être plus intense que celle du filament mère, ce qui l'amènera dans une situation dominante. Ces ramifications peuvent se produire n'importe où. Leur direction dépend du milieu ; si elles naissent en face d'une cloison, elles s'engagent immédiatement dans la dépression et leur direction est alors de suite différente de celle du filament mère ; sinon l'angle de ramification devient nul et le cheminement parallèle ; encore une nouvelle preuve de l'influence du milieu. Toujours est-il que dès le début, contrairement à ce que nous avons observé chez le *Venturia*, le mycélium tend à s'agréger en cordon.

Chez le *Venturia* d'ailleurs, le mycélium était lisse, la ramification, une fois encore, étant elle-même sous l'influence du milieu. Ici le milieu n'influe pas ou ne paraît guère influencer sur cette ramification elle-même ; il n'influe que sur la direction des rameaux. La ramification tend à se faire plus abondamment chez le *Stigmatea* et c'est là la cause de l'irrégularité diamétrale des premiers filaments (fig. 1).

Malgré cette tendance précoce à la ramification, il n'en est pas moins vrai qu'il y a de la part du thalle une *prise de possession* du terrain, c'est à dire tout d'abord formation d'un réseau lâche par suite de l'élongation rapide des extrémités. Il se constitue ainsi tout autour du centre de pénétration du premier filament germinatif une quantité de bras analogues à celui dont nous avons représenté une sommité par la fig. 1. Après quoi survient

la deuxième phase de l'évolution de ce même thalle que nous avons qualifiée de *phase de remplissage* (1).

Plus encore que chez le *Venturia circinans*, la force expansive du thalle est limitée, sa puissance exploratrice est réduite. A un moment donné, toute l'activité vitale ou presque se trouve reportée en arrière, sur le côté des filaments ou des cordonnets primitifs et de nombreuses ramifications vont apparaître qui tendront à recouvrir les cellules épidermiques d'un feutrage dont nous avons représenté un terme moyen fig. 3. Ces ramifications tendront toujours à cheminer parallèlement au filament mère, à contourner les flancs de la cellule plutôt qu'à en graver directement la pente, à cheminer en somme suivant des courbes de niveau, ce qui donne à ce feutrage un facies tout particulier, exagération de ce que nous avons quelquefois remarqué chez le *Venturia circinans* (fig. 10, pl. 3). Ce phénomène se produisant sur chacun des bras, en diminuant évidemment d'intensité à mesure que l'on s'éloigne du centre, il s'ensuit que finalement l'ensemble du thalle a pris la conformation d'une sorte de polype des plus curieux. La ressemblance est d'autant plus grande que le centre va en être occupé par un périthèce dont la paroi est constituée par une association pseudoparenchymateuse des premiers éléments formés. Ce pseudoparenchyme toujours peu épais d'ailleurs, restant à l'état membraneux quoique se développant en une sphère creuse dès l'origine, soulève la cuticule pour en provoquer bientôt la rupture comme le montre notre dessin (fig. 4). Cette cuticule brunie comme la paroi membraneuse du périthèce formera dès lors une sorte d'auréole tout autour du périthèce d'où paraissent s'échapper un certain nombre de filaments associés en lame et également colorés en brun par suite de leur exposition à l'air.

Il arrive de temps à autre que deux périthèces, rarement plus, se trouvent placés côte à côte, se touchant presque, mais il est toujours facile de voir que chacun d'eux dérive d'un thalle différent ; ni l'un ni l'autre de ces deux thalles ne présentent dès lors la disposition régulièrement centrique normale. Tout dépend de la puissance évolutive de chacun des thalles, puissance qui ne subit d'ailleurs pas de bien grandes variations.

(1) Il arrive néanmoins que les ramifications naissent de très bonne heure, avant même que le filament germinatif ait atteint la longueur d'une cellule. Une corallisation précoce en est la conséquence ; mais un tel thalle n'arrivera pas à s'étendre beaucoup ; il ne donnera pas de périthèces et restera abortif.

Tous les intermédiaires peuvent d'ailleurs s'observer entre ces deux extrêmes, ainsi qu'on peut s'en convaincre par l'examen des périthèces dont l'état de développement permet de se faire une idée de l'âge du thalle d'où ils dérivent ; la distinction des deux phases devient alors imprécise. Le remplissage peut s'effectuer à peu près parallèlement à l'extension superficielle, ce qui revient à dire que l'accroissement se fait en bloc. Toujours néanmoins la lame thallenne sera plus complète autour du périthèce mûr ; il y a donc bien développement intercalaire (2^e phase).

Il s'agit on le voit d'une assez curieuse disposition dont nous ne connaissons pas d'exemple d'une aussi remarquable netteté. Il s'agit d'une disposition jusqu'à un certain point comparable à celle des *mucors* par exemple où les premiers tubes sporangifères apparaissent au point de germination de la spore originelle. Mais ce qu'il y a de remarquable ici, c'est que le thalle né d'une spore ne donne naissance qu'à un appareil fructifère, régularité d'une précision mathématique qu'il était par ce fait même intéressant de signaler.

Nous avons laissé entrevoir que la régularité de l'obstacle opposé à la libre progression du thalle était telle que ce thalle devenait en somme assez régulier quant à l'ensemble, bien que se développant dans un milieu manquant d'homogénéité.

De temps à autre cependant, cette régularité disparaît. La poussée protoplasmique est parfois telle que lorsqu'une extrémité mycélienne se trouve contrariée dans sa direction par une brusque courbure de la ligne de dépression au fond de laquelle chemine le filament, elle en arrive à quitter cette voie naturelle pour se diriger sur le flanc de la cellule, s'accroissant ainsi en ligne droite. La difficulté qu'elle éprouve à se tracer un chemin dans cette région détermine toujours dans ce cas une certaine corallisation plane dont nous avons représenté un exemple fig. 5. Des dilatations apparaissent, de nombreuses ramifications se font jour et on en arrive souvent alors à la production d'une sorte de buisson pouvant intéresser plusieurs cellules contigües (fig. 6.) Quelques branches de ce buisson arriveront à un moment donné à rencontrer des dépressions ; elles s'y engageront alors et la forme grêle et lisse de ces extrémités (*b* fig. 6) témoigne de la rapidité avec laquelle elles évoluent dans ce milieu de prédilection pour la facile expansion du thalle.

Les stomates sont encore une cause d'irrégularité du thalle. Comme dans le cas du *Venturia*, chacun d'eux constitue un obstacle que les filaments mycéliens cherchent simplement à contourner dans la *phase d'exploration* pour émettre ensuite, durant la *phase de remplissage*, d'irrégulières et nombreuses digitations, ébauches de ramifications qui tendront, mais n'arriveront jamais à les recouvrir complètement.

D'après cela, sur la face inférieure, le thalle doit être bien plus irrégulier que sur la face supérieure. La première phase est de plus longue durée, plus facile à saisir, les maments restent plus longtemps indépendants et le remplissage se fera par une juxtaposition ou même un enchevêtrement de palmettes motivées par les changements d'orientation causés par les obstacles stomatiques.

C. — DÉVELOPPEMENT DU MYCÉLIUM DANS LE PÉTIOLE

Sur le pétiole, l'aspect du thalle est un peu différent ; cette

différence n'est cependant que superficielle, car elle est simplement motivée par une variation de l'architecture épidermique.

Les cellules épidermiques pétiolaires vues de face sont rectangulaires, allongées dans le sens de l'organe ; il est donc tout naturel de voir le thalle devenir elliptique quant à l'ensemble, de circulaire qu'il était sur le limbe. Mais comme dans ce dernier cas, à chaque côté de la cellule et même à un bout parfois, correspond un faisceau de filaments d'autant plus grêles qu'ils sont plus externes, plus voisins par conséquent du milieu de la cellule, ce qui témoigne de l'influence exercée par la forme même de ces cellules (fig. 8). Considérons d'ailleurs les fig. 9 et 10 qui représentent des extrémités de faisceaux mycéliens vues à un très fort grossissement. La fig. 9 montre un faisceau dont les éléments constitutants ne sont autre chose que des ramifications d'une même branche originelle cheminant parallèlement à elle. Vers le sommet du faisceau, ces ramifications deviennent si abondantes qu'elles sont obligées de perdre leur robustesse. Dans la région *a* d'ailleurs elles naissent si rapprochées les unes des autres qu'on en arrive à une véritable pectinisation encore plus visible sur le filament A, fig. 10. La direction de chacune des dents de cette sorte de peigne montre bien l'influence attractive exercée par le chemin parcouru par le filament mère. Et naturellement on en arrive avec cette marche de la ramification à un état d'équilibre entre la naissance des rameaux et leur allongement individuel. On conçoit que l'élargissement du chemin de ces rameaux étant limité, ces rameaux latéraux se voient rapidement arrêtés dans leur accroissement terminal par suite du développement de nouveaux rameaux plus avant. Il s'en faut d'ailleurs de beaucoup que cette régularité soit générale.

En ce qui touche la fig. 10, le rameau B voit sa ramification devenir très irrégulière, les rameaux naissant ou plutôt se développant là où il y a de la place. Ce qu'il y a d'intéressant à noter, c'est que le recouvrement, le chevauchement si l'on préfère, ne se produit qu'accidentellement et c'est précisément là une cause de l'irrégularité de ramification. Si le rameau A ne s'est ramifié, nettement pectinisé dans tous les cas que d'un côté, c'est que le rameau B le gênait par lui-même comme en C, ou par ses ramifications, comme en *d*. De même, la pectinisation du filament B commence à se produire dans la région *e*, alors qu'elle est à peu près empêchée en arrière par suite du développement d'une branche *t* qui a pris les devants. A une irrégularité dans l'évolution du filament correspond fatalement une irrégularité dans la forme complexe du thalle.

Mais ce sont là des questions de détail ; le temps aidant, un tri se fera parmi ces diverses ramifications. Il y en aura de dominées et de dominantes, celles-ci remplissant les vides et finissant par prendre une direction sensiblement parallèle aux

cloisons cellulaires, de façon à aboutir à la constitution des faisceaux indiqués fig. 8.

Il n'y aura donc pas, on le voit, de différence fondamentale entre le thalle des pétioles et le thalle du limbe ; l'un et l'autre se conforment aux mêmes règles de développement.

D. — RÉSUMÉ.

Le thalle du *Stigmatea Robertiani* est toujours colorable par le Bleu coon et la Benzoazurine.

Il est toujours entièrement sous cuticulaire.

On a dans l'étude de son développement l'un des exemples les plus nets de l'influence physique du substratum.

Le développement de ce thalle comprend deux phases :

a) une première phase de *prise de possession* durant laquelle les filaments mycéliens cheminent isolément au fond des dépressions intercellulaires ;

b) une phase de *remplissage* ou de *recouvrement* durant laquelle les ramifications nées sur les jeunes filaments se développent suivant des lignes de niveau tout autour de la cellule et sur ses flancs. On aboutit ainsi à un recouvrement quasi-complet des cellules épidermiques.

Conséquemment la forme du thalle diffère suivant qu'il se développe sur le limbe ou le pétiole.

Le thalle issu d'une spore ne donne naissance qu'à un seul périthèce.

Il se développe tout d'abord, durant la première phase, un certain nombre de filaments qui rayonnent tout autour du point d'infection.

Le passage à la deuxième phase s'accomplit chez chacun de ces filaments considérés isolément.

Conséquemment le thalle adulte se présente sous un aspect de polype tout à fait caractéristique, les bras étant flexueux en raison des sinuosités inverses des cellules épidermiques.

CHAPITRE V

FUSARIUM HORDEARIUM sp. nov.

PLANCHES V bis, VI, VII, VIII

A. — INTRODUCTION.

Le parasite qui a fait l'objet des recherches que nous allons exposer et qui s'attaque uniquement à l'orge n'a pas encore été étudié. Deux *Fusarium* ont bien été signalés sur l'orge, le *Fusarium avenaceum* (Fr.) Sacc. (1) et le *Fusarium hordei* (W. Sm.) Sacc. (2), mais ils sont très différents du nôtre. Le premier qui, son nom l'indique, s'attaque surtout à l'avoine, a ses conidies groupées en paquets et presque toujours continues ; le second, qui s'attaque à diverses graminées (*Holcus*, *Panicum*, *Molinia*) en même temps qu'à l'orge, a au contraire ses spores 3-5 septées ; il ne vit d'ailleurs que sur le caryopse si le premier envahit les feuilles comme notre espèce. Diverses autres espèces s'attaquent aux graminées, mais la description d'aucune d'entre elles ne correspond à la nôtre que nous devons par suite considérer comme nouvelle. Vu sa spécialisation, il nous paraît logique de la désigner sous le nom expressif de *Fusarium Hordearium*.

B. CARACTÈRES EXTÉRIEURS.

L'orge d'automne (*Hordeum distichum*) est la plus fréquemment envahie, mais l'orge de printemps n'est pas totalement à l'abri du parasite.

C'est peu de temps avant l'épiaison que les premiers symptômes du mal apparaissent. La maladie est facilement reconnaissable aux taches brunes d'abord, fauves ou couleur feuille morte ensuite, qui apparaissent sur les feuilles, tant sur la gaine que sur le limbe. C'est même sur la gaine, au point de réunion du limbe avec la tige, que le mal débute habituellement, quelquefois sur la face supérieure, plus souvent peut-être sur l'inférieure, situation de beaucoup plus fréquente sur le limbe. Ces taches allongées dans le sens de la longueur de l'organe,

(1) Syll. IV. p. 713 : *Fusisporium avenaceum* Fries (syst. myc. III).

(2) Syll. × 1 p. 652 : *Fusisporium Hordei* W. C. Smith (Diseases of Crops) Saccardo rattachant au genre *Fusarium* de Link les *Fusisporium* et *Solenosporium* des auteurs. — *Fusisporium lolii* G. Sm. *Fusarium heterosporium* Nees, d'après Massée (*A text book of plants diseases*, p. 329.)

ovoïdes, peuvent atteindre jusqu'à 10-12 millimètres de diamètre, avec une longueur beaucoup plus grande, mais elles restent bien souvent plus petites. Naturellement isolées à l'origine et distribuées sans ordre apparent, elles finissent souvent par devenir confluentes par places, de façon à intéresser une bonne partie de la feuille qui peu à peu se dessèche en amenant l'échaudage de l'épi.

Chaque tache se dessèche progressivement à partir du centre, jusqu'à se déchirer, tout en se montrant estompée sur ses bords désormais plus foncés que le milieu.

Ce sont là des caractères qui correspondent parfaitement avec ceux des dégâts causés par l'*Helminthosporium teres sacc*, à tel point que l'analyse microscopique seule permet de diagnostiquer la cause du mal d'une façon sûre, cela d'autant mieux que les fructifications ne sont visibles à l'œil nu ni dans un cas ni dans l'autre. Il arrive d'ailleurs que les deux parasites se développent côte à côte sur la même feuille, et même non pas simplement dans le voisinage immédiat, mais bien dans la même région. On pourrait, au premier abord, être porté à regarder l'une des deux espèces comme saprophyte, comme vivant dans les tissus tués par l'autre. Il n'en est rien (1) ; l'étude du développement nous donnera l'explication du phénomène qui est motivé par des différences profondes dans le mode de vie. L'*Helminthosporium* a un mycélium entièrement interne ; le *Fusarium*, au contraire, se développe au début dans la membrane externe des cellules épidermiques comme tous les autres champignons qui font l'objet de ce travail.

C. — COUPES TRANSVERSALES.

Les coupes transversales des taches jeunes traitées par le Bleu-coton lactique montrent le parasite localisé sous la cuticule (pl. V bis). Les premiers filaments se montrent de préférence en face des cloisons verticales des cellules épidermiques (A 1) ; ils soulèvent la cuticule de façon à provoquer la formation d'un espace lenticulaire dans lequel d'autres filaments viendront ou tendront à venir se loger. Il pourra se constituer ainsi des amas de 4 à 5 filaments et même davantage (A2). La poussée sous cuticulaire croîtra avec le nombre et elle finira par provoquer le décollement de la cuticule sur un espace parfois considérable et occupé à mesure par de nouveaux filaments (A 3).

Au lieu de s'associer suivant un seul plan, ces filaments pourront se grouper de manière à constituer localement de volumi-

(1) Des inoculations répétées, effectuées dans notre laboratoire nous ont apporté la preuve indéniable du parasitisme du *Fusarium*. Au bout de trois semaines en moyenne, les ensemencements par simple dépôt de spores dans les diverses régions de la feuille sont suivis de l'apparition des laches.

neux paquets de stroma (A3 et 4) qui à un moment donné amèneront la rupture de la cuirasse cuticulaire, rupture indispensable à la fructification (A3 b). Ces paquets quelquefois localisés au point d'être superposés à 2 ou 3 cellules épidermiques (A3b) sont souvent beaucoup plus étendus (A4 b) Ils se montrent de préférence dans les régions supranerviennes et leur étendue dépend précisément de l'importance de la nervure.

Si la constitution d'un amas stromatique précède habituellement la formation de l'appareil conidien (A 3 b) et par suite la rupture de la cuticule, il peut se faire que cette rupture soit provoquée par un seul filament (A 5). Il arrive en effet que le mycélium se développe avec une si grande rapidité que le soulèvement cuticulaire, au lieu de circonscrire un espace lentriculaire, suive le grossissement même du mycélium. Le rayon de courbure du dôme est dans ce cas si court que la rupture en devient facile par suite du manque d'élasticité. C'est ce que l'on constate sur les feuilles adultes, là où la cuticule s'est bien différenciée, là aussi où la portion cellulosique de la membrane épidermique a terminé son évolution tant morphologique que chimique. Dans le cas précédemment examiné, la portion interne de la membrane est corrodée, tandis qu'elle l'est infiniment peu dans celui-ci ; il résulte de cette différence que la poussée protoplasmique ne s'exerce pas dans le même sens avec la même intensité dans les deux cas. Plus forte du côté interne dans le premier, elle s'exerce plutôt du côté externe dans ce dernier où la forte adhérence de la cuticule à la couche sous-jacente rend le décollement très difficile, ce qui augmente d'autant les chances de rupture.

Cette difficulté de clivage peut être si grande que le mycélium d'abord logé immédiatement au dessous de la cuticule se trouve refoulé du côté de l'intérieur. Agissant chimiquement par corrosion, et aussi mécaniquement, il en arrive parfois (B 1) à creuser la membrane épidermique dans la majeure partie de son épaisseur, tout en provoquant de fréquentes ruptures dans la cuirasse protectrice dont l'élasticité est devenue presque nulle.

La corrosion de la membrane est bien mise en évidence sur les coupes pratiquées dans la gaine des feuilles adultes, après traitement par l'eau de Javelle et le Rouge congo alcalin (B 2, 3, 4). Au début, les filaments mycéliens logés immédiatement au dessous de la cuticule creusent chacun un fossé qui assurera leur stabilité et favorisera leur nutrition et par suite leur développement (B. 3). Plus tard, lorsque le mycélium aura formé une lame quasi continue ayant décollé la cuticule, on pourra voir la portion cellulosique sous-jacente présenter une série de dents irrégulières sans relation aucune avec le mycélium (B2), contrairement à ce que nous venons d'observer au début (B3).

Cette corrosion (B4) dont l'irrégularité tient sans doute à la fois à l'arrangement moléculaire de la substance de la membrane en même temps qu'à l'irrégularité relative des éléments du thalle, s'arrête souvent à une distance notable de la lumière des éléments épidermiques (B4 a). Mais il arrive aussi que la cellule soit intéressée jusqu'à la fine pellicule cellulosique (pellicule limitante de Strassburger) (1) qui entoure le contenu (B4 b). Cette portion dernière de la paroi peut elle-même être percée soit localement par des filaments isolés (B4 c), soit sur un espace suffisant pour permettre à une quantité de filaments de pénétrer à son intérieur (B4 d), le thalle devenant alors accidentellement intracellulaire. Ce n'est là qu'un accident d'ailleurs extrêmement rare, et il en est de même de la corrosion étendue des cadres d'union qui permet au thalle d'émettre des prolongements stromatiformes au sein même des cloisons verticales (4 e). On assiste alors à un clivage vertical, à une dislocation des éléments épidermiques. Il arrive même que la dislocation soit complète, les cellules épidermiques se trouvant complètement disjointes (5 e). C'est ce que l'on constate parfois, dans la gaine toujours, au dessus des faisceaux, et il faut noter que dans ce cas l'extension du thalle est très réduite en surface, l'extension superficielle étant remplacée par l'expansion verticale qui peut en arriver à dépasser l'épiderme. On en arrive de cette façon à la formation d'amas stromatiques compacts qui resteront localisés dans les couches superficielles ou bien émettront des ramifications isolées dans les parties profondes.

Sur le limbe, ces faits ne se constatent jamais, mais par contre la minceur relative des membranes cellulaires fait que le mycélium disposé sur un seul plan (C1) et plus encore le thalle localement ramassé en stroma (C2, 3) en arrivent rapidement à provoquer l'écrasement de l'épiderme. Partie directement, ne serait-ce qu'en raison de l'épuisement de leur contenu qui en amène la mort, partie indirectement par suite de la pression exercée sur le thalle par la cuticule peu extensible, pression qui se trouve reportée sur le substratum, les cellules épidermiques finissent par s'aplatir au point de n'être plus individuellement reconnaissables à l'examen direct. L'épiderme se montre simplement constitué par une ligne brunâtre, ce qui donne aux taches leur aspect foncé ; la teinte s'éclaircira plus tard par suite du décollement bientôt suivi de la rupture de la cuticule.

Jusqu'ici le mycélium était logé dans la membrane épidermique, immédiatement au dessous de la cuticule. Cette situation n'est cependant pas la seule.

Voyons tout d'abord la constitution de la membrane. Elle est particulièrement facile à étudier dans la région de la gaine par suite de sa plus grande épaisseur. A part la mince cuticule striée

(1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zelhäute.

qui la recouvre extérieurement, les colorants celluloso-pectiques tels que le rouge congo s'y fixent dans toute l'étendue, mais malgré cela, par suite de la différence de ton, on distingue (A7 a) une couche cuticulaire épaisse dont la cuticule n'est que la différenciation extérieure, et au dessous une mince zone moins vivement colorée. Ces deux zones ne se distinguent pas dans le limbe si ce n'est au dessus des nervures. Au dessus du collenchyme suprafasciculaire de la gaine au contraire, on peut arriver à distinguer, chez l'organe adulte, une stratification plus complexe : la couche cuticulaire se montre séparée de la cuticule et de la membrane cellulosique interne par deux zones plus claires (A7 b). Le nombre des couches se trouve ainsi porté à cinq, en y comprenant la cuticule.

Or, si le mycélium apparaît au centre des taches immédiatement au dessus de la cuticule, on peut s'assurer qu'à la périphérie il provoque le clivage de la membrane au dessous de la mince zone sous cuticulaire que nous venons de signaler et qui sera rapidement digérée (A6 a). On peut également rencontrer des filaments à l'extérieur et au voisinage immédiat de la couche cellulosique interne (A6 b), la couche moyenne étant momentanément respectée.

Ce sont là deux situations extrêmes ; mais au dessus des faisceaux de la gaine, sur des feuilles jeunes, là où la différenciation chimique des membranes est faible, on peut voir aussi le début du développement du thalle s'effectuer vers le milieu de la membrane épidermique totale (D1). Il n'est pas possible à ce moment de distinguer les deux ou quatre strates sous cuticulaires, mais dans la région malade une fine striation horizontale montre que la stratification est en réalité beaucoup plus complexe que nous l'on montré les feuilles adultes.

Cette striation n'est autre chose que le résultat d'un commencement de gélification de la membrane (1) dont l'épaisseur totale se trouve considérablement augmentée (2). Les sections des filaments mycéliens sont très réduites au début et elles se colorent tout comme leur pourtour immédiat par le Bleu coton lactique, réactif qui ne teint guère la membrane saine. Cette même coloration bleue va en s'élomphant sur les bords, de façon à circonscrire des espaces lenticulaires à grand axe dirigé dans le sens tangentiel : ces axes arrivent même à se réunir de façon à produire un clivage médian de la membrane épidermique dont la portion externe se rompra à un moment donné tout comme le fait la cuticule en temps ordinaire (D2). Grâce à cet énergique fixation du Bleu coton on peut facilement mettre en évidence les régions attaquées bien au delà des extrémités mycéliennes —

(1) On sait qu'après hydratation par l'acide sulfurique (Strassburger op. cit.) la membrane présente une structure lamellaire.

(2) $\frac{e_{\text{portion saine}}}{e_{\text{portion malade}}} = \frac{1}{2}$ (Voir fig. D 1 pl. V bis)

les coupes en séries permettent la vérification du fait — ce qui démontre bien la réalité de la pénétration chimique du mycélium, par corrosion progressive du substratum.

D. — MYCÉLIUM PROFOND.

Nous avons laissé entendre que le mycélium ne restait pas toujours sous cuticulaire et nous avons même étudié la formation d'amas stromatiques arrivant à séparer complètement les cellules épidermiques des éléments sous-jacents (C5). Avec le nombre des coupes on arrive à faire passer la section par l'axe des cloisons verticales des cellules épidermiques et à voir aussi des branches mycéliennes serrées en plaques plus ou moins coralloïdes descendre au sein de la lame d'union de deux cellules contiguës (F1). Un examen attentif permet de se rendre compte de la situation véritable de ce mycélium interne que l'on pourrait, si l'on n'était prévenu, regarder comme intracellulaire alors qu'il est réellement intercellulaire. Il peut en être de même d'ailleurs pour les filaments qui descendent isolément dans la profondeur des tissus en partant des amas stromatiques sous cuticulaires comme le montre la fig. F2 représentant une coupe faite dans la ligule. Bien que les éléments cellulaires en soient à peu près vides de bonne heure en effet, cet appendice se trouve être très fréquemment attaqué et l'observation y est particulièrement facile en raison de la transparence des tissus. La fig. F3 d'ailleurs qui représente à un très fort grossissement une des cellules sous épidermiques de la ligule vue de face montre très nettement le mycélium étalé au sein même de la mince membrane qui s'est clivée à la façon d'une feuille de mica. (1).

C'est de cette façon que le mycélium progresse habituellement à l'intérieur de la feuille jusqu'à se distribuer dans toute son épaisseur et cela souvent avec d'autant plus de facilité que l'invasion se produit des deux côtés à la fois.

Les figures 1, 2, 3, 4, 5 et 6 (pl. VI) qui représentent des groupes de cellules profondes montrent bien le mycélium partout distribué entre les cellules, dans les méats et lacunes qui se trouvent ainsi considérablement élargis ; cet agrandissement peut même être tel que les espaces occupés par le mycélium ressemblent à s'y méprendre à des cavités de cellules (fig. 4).

Les parenchymes verts, à membrane mince par conséquent, sont de beaucoup les plus intéressés ; le développement du mycélium à leur intérieur peut être tel qu'à un moment donné les cellules se trouvent plus ou moins isolées les unes des autres (fig. 2). Elles sont alors comprimées, écrasées les unes contre les autres, à tel point qu'il deviendrait difficile de se rendre un compte exact de la disposition du thalle si l'on n'en avait suivi pas à pas le développement. Les parenchymes minces étant

(1) La partie supérieure fripée et déchirée par le rasoir n'a pas été représentée au dessus du mycélium.

d'abord envahis, il en résulte que leurs éléments constitutants viennent s'aplatir contre les éléments nerviens plus résistants et qui souvent restent intacts jusqu'à la fin, alors que les intervalles en arrivent finalement à se déchiqüeter.

Les cellules collenchymateuses supranerviennes ne sont cependant pas toujours indemnes et la fig. 6 montre précisément que le mycélium arrive à former dans les angles de réunion des amas pseudoparenchymateux parfois très développés. Cette disposition stromatique est d'autant plus fréquente que le mycélium parasitant d'abord les éléments parenchymateux, la feuille avance en âge pendant ce temps, ce qui correspond à un durcissement de la membrane des éléments plus réfractaires ; le cheminement du mycélium en est encore plus difficile.

La difficulté de clivage des membranes est la raison d'être de ce groupement du mycélium ; les filaments ne pouvant qu'avec peine se frayer un passage restent emprisonnés dans des espaces d'abord réduits qu'ils n'agrandiront qu'en s'associant en paquets.

Dès le début de la pénétration, le mycélium sous cuticulaire F4 (pl. V bis) envoie des ramifications qui creuseront leur chemin chacune isolément. Cette perforation intramembraneuse dont la difficulté peut être indiquée par un notable rétrécissement *r*, pourra se faire en des points quelconques dans les cellules âgées et il arrivera souvent que le mycélium en se ramifiant change souvent de direction au point de paraître intracellulaire par places. Il n'en est rien cependant ; il est toujours possible avec un peu de soin de le voir inclus dans la paroi (fig. 5: pl. VI). Partout ailleurs qu'aux angles de réunion des cellules, les filaments mycéliens sont isolés, mais dès qu'ils arrivent dans la région méatique, la plus facile corrosion du substratum permet à la ramification et au groupement de se faire jour. La force d'expansion du thalle est ainsi accrue, et le méat pourra, pour se motif. augmenter ses dimensions de façon mécanique et chimique tout à la fois.

Dans les parenchymes mous au contraire, par suite du facile élargissement du chemin, le mycélium n'est plus invité à constituer des amas stromatiques, les filaments progressent et se ramifient tout à leur aise. Il y a néanmoins toujours un obstacle à vaincre ; le clivage et le refoulement des membranes ne sont pas toujours assez faciles pour permettre au mycélium de se développer en toute liberté. C'est ce qui motive la constitution de ces curieuses digitations ou de ces groupements de rameaux (*a*, fig. 1 et 3, pl. VI) qui prennent naissance dans les lacunes. Il est logique de voir le mycélium remplir ces espaces naturels avant que de poursuivre sa marche plus avant. C'est dans ces mêmes régions que l'on voit se différencier de temps à autre ces renflements terminaux ou intercalaires dont nous avons

représenté les types les plus caractéristiques dans la fig. 7 et sur lesquels nous reviendrons plus loin.

E. — COUPES TANGENTIELLES.

Les coupes transversales nous ont montré que si les filaments mycéliens étaient isolés au début du développement, ils ne tardaient pas à s'associer de façon à constituer des lames ou des paquets de stroma plus ou moins serrés. Il nous faut donc suivre la marche individuelle des premiers filaments pour en arriver ensuite à voir comment le stroma arrive à se constituer.

Nous avons vu que les filaments du début isolés au dessous de la cuticule en arrivaient à la soulever de façon à constituer des dômes surbaissés (fig. 1 pl. V *bis*) ou au contraire des voûtes presque hémisphériques dont la rupture ne tardait pas à se produire (fig. 5, *r*, pl. V *bis*). Nous avons déjà dit que cette particularité se constatait sur les feuilles adultes, là où la cuticule s'est bien différenciée. Bien mieux que les coupes transversales, les coupes tangentielles vont nous permettre de suivre l'évolution de ce mycélium (pl. VII, fig. 1, *a* et *b*). Toujours dans ce cas la cuticule se montre très nettement striée ; le parcours des filaments est indiqué par un sillon dont les bords sont très surélevés, le fond se trouvant à fleur d'épiderme. Les bords restent incolores, alors que le fond est très vivement coloré par le réactif. Ce fond coloré se présente avec un diamètre très irrégulier, ce qui ne doit pas nous étonner, puisqu'il représente seulement la portion du filament exposée à l'air après l'irrégulière rupture du dôme de soulèvement cuticulaire.

Le sens de la progression du mycélium ne paraît nullement déterminé par l'architecture du substratum. Les filaments se ramifient sans aucune orientation apparente, de façon à recouvrir l'organe d'un réseau toujours extrêmement lâche. La surface occupée par ce lacis est d'ailleurs très réduite ; jamais ce mycélium qui restera à peu près toujours stérile n'arrivera à provoquer des désordres graves dans les tissus (1).

La contre partie de ce que nous venons d'observer se remarque sur les feuilles très jeunes. Le mycélium qui ne produit pas dans ce cas un soulèvement appréciable à l'examen en surface — les coupes transversales le montrent immergé dans la profondeur des couches cuticulaires (v. fig. D, pl. V *bis*) — paraît cheminer indépendamment de l'arrangement des cellules épidermiques. Les filaments se ramifient et ils peuvent même s'entrecroiser sans jamais s'anastomoser pour cela (fig. 2 pl. VII). On peut cependant s'assurer que les régions correspondant aux cloisons verticales (*a*, *b*, *c*) constituent les chemins de prédilection. Il faut noter que dans ce cas la membrane reste incolore

(1) Il s'agit en l'espèce d'un thalle abortif,

ou presque, alors que malgré la violence des réactifs qui précèdent la coloration à la Benzoazurine le contenu se montre rempli de granulations violacées grâce auxquelles le trajet peut en être facilement suivi (1). Or, ce n'est ni sur les feuilles très jeunes, ni sur les feuilles adultes que le mycélium se développe bien ; c'est, comme nous l'avons déjà vu, à leur âge moyen qu'elles sont surtout attaquées. A ce moment l'arrangement des éléments épidermiques va manifestement régler la configuration du thalle.

A la périphérie des taches cependant, l'influence des lignes d'union des cellules de l'épiderme n'est pas aussi nette qu'elle le sera plus tard. Les fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8 (pl. VII) montrent néanmoins la tendance du mycélium à s'orienter dans le sens même de la longueur de la feuille. C'est qu'en effet, chez l'orge comme chez les autres graminées et beaucoup d'autres monocotylédones d'ailleurs, les cellules épidermiques ont un diamètre longitudinal beaucoup plus long que le diamètre transversal (jusqu'à 12 fois et même davantage).

C'est la raison pour laquelle les taches sont, nous l'avons dit au début, manifestement plus longues que larges.

Les filaments mycéliens cheminent de préférence au dessus des cloisons ; ils s'en éloignent bien de temps à autre, directement ou par leurs rameaux, mais le nouveau chemin fait toujours dans ce cas un angle aigu avec l'ancien, à moins qu'il ne coïncide avec les cloisons transversales. Le filament peut dans ce cas prendre une forme sinusoïde (4) ou scalariforme (fig. 8) tout à fait démonstrative.

Il est rare d'ailleurs que la branche qui s'éloigne d'une cloison n'émette pas à la suivante un rameau qui tendra toujours à s'engager dans un nouveau chemin parallèle au premier. Il pourra même se développer deux rameaux, l'un montant, l'autre descendant, le premier toujours beaucoup plus développé entraînant fréquemment l'avortement du second qui d'ailleurs est souvent nul. Il est tout naturel de voir les choses se passer de cette façon, le mycélium tendant tout d'abord à prendre une rapide possession du terrain, ce qui nécessite un maximum d'activité protoplasmique aux extrémités ou découle de ce phénomène biologique. — Il peut arriver néanmoins que la branche montante l'emporte ; c'est ce que l'on voit dans la fig. 6 où les cellules *a* et *b* sont réunies par une membrane très oblique qui supporte au dessus d'elle une branche mycélienne. Au point *n*, le mycélium remonte dans le sens de la cloison longitudinale après s'être essayé à courir dans la direction première indiquée par la flèche. Cette particularité que nous avons

(1) Ce sont des globules gras dont nous avons déjà signalé la présence chez le *Venturia circinans*.

maintes fois constatée trouve son explication dans le fait que la portion oblique du mycélium se trouve entièrement dans le domaine de la cellule *d* au lieu d'être exactement superposée à la cloison de séparation. C'est une preuve nouvelle de l'influence directrice de l'arrangement physique du substratum.

Les filaments mycéliens sont relativement tous grêles à leur extrémité ; ils sont de plus très éloignés les uns des autres. Mais au bout d'un certain temps la conformation change, leur diamètre augmente en même temps que de nouvelles cloisons apparaissent, que leur direction générale soit rectiligne (fig. 1 et 2, pl. VIII), ou qu'une irrégulière ramification se soit de bonne heure produite à la périphérie (fig. 3). Le grossissement corrélatif du cloisonnement peut ne se faire que par places (*a*, fig. 3) mais il est généralement progressif, de façon à donner au mycélium une conformation en chaînette ou en chapelet tout à fait caractéristique (fig. 2). C'est par suite de l'évolution de ce mycélium en chaînette que le thalle va en arriver peu à peu à recouvrir d'une trame plus ou moins épaisse l'ensemble de la tache d'abord occupée par un lacs de très grêles filaments.

Nous en sommes arrivés à l'âge moyen de la feuille ; c'est surtout à partir de ce moment que nous allons avoir la preuve manifeste de l'architecture de l'épiderme sur l'évolution et la conformation du thalle.

Le mycélium a toujours une grande tendance à se ramifier, mais la ramification et l'évolution individuelle des rameaux vont se faire suivant un processus qui sera loin d'être toujours et partout le même.

Considérons un filament articulaire rectiligne parce que logé dans une dépression intercellulaire (fig. 4) ; son allongement cesse ou se ralentit beaucoup à un moment donné, mais si conséquemment, la surface totale de la plage parasitée n'augmente plus guère à partir de ce moment, l'exploration va en être dorénavant, et pour ce motif même, plus minutieuse et plus complète.

De place en place des ramifications latérales apparaissent qui viennent s'engager dans le chemin suivi par le filament mère en prenant bientôt la même conformation que lui. Ces ramifications passeront par les mêmes étapes, c'est à dire que grêles et rarement cloisonnées à l'origine elles prendront peu à peu la disposition en chapelet, par suite de l'apparition de nouvelles et très nombreuses cloisons et du plus fort accroissement transverse de chacun des nouveaux articles. Il pourra se constituer ainsi non seulement des lames mycéliennes étroites (fig. 5 pl. VIII), mais aussi de véritables cordons, la ramification s'effectuant dans plusieurs plans, lorsque surtout la difficulté de décollement cuticulaire en limite ou ralentit l'élargissement.

Même en ne tenant compte que de la formation des lames stromatiques, il serait difficile de se rendre compte des étapes

parcourues si l'on n'avait suivi pas à pas l'évolution individuelle des filaments. Les ramifications peuvent naître très près les unes des autres ; elles peuvent s'orienter dans la même direction ou dans des directions opposées, se rejoindre alors de façon à se juxtaposer simplement bout à bout ou bien chevaucher (fig. 6 pl. VIII ; voir les schémas au dessous).

La distinction des divers éléments de l'association devient dès lors très difficile à démêler. Très fréquemment d'ailleurs, on assiste à la prolifération d'un très grand nombre d'éléments du chapelet (fig. 7) resté simple jusque là ou devenu au contraire multiple grâce à une ramification préalable. Ces hernies latérales ont pour résultat d'élargir le chemin, de décoller la cuticule sur les bords, mais la poussée protoplasmique est ordinairement si forte qu'elles s'entrecroisent, se dilatent, se cloisonnent et en arrivant à se souder, de façon à constituer des ensembles du plus curieux effet (fig. 8). On en arrive à un moment donné à la formation de volumineux paquets de pseudoparenchyme dont l'épaisseur est parfois très notable ; mais à un moment de leur formation, bon nombre des éléments constitutifs du jeune stroma sont disjoints ; c'est ce qui explique l'apparence d'isolement que les coupes transversales nous ont si souvent montré. Le remplissage se fera peu à peu.

Lorsque les filaments mycéliens du début se sont éloignés de la direction longitudinale pour émettre des ramifications profondément obliques ou même transverses, toujours pour ce motif plus ou moins sinueuses, les chapelets en arrivent quand même très ordinairement à se constituer, mais le remplissage demandera un temps de plus pour s'accomplir, si tant est qu'il puisse arriver à se compléter. Les divers articles du chapelet qui évoluaient de façon à donner de simples digitations dans le cas précédent, digitations d'autant plus longues qu'elles s'éloignaient davantage de la normale, vont maintenant donner de vrais filaments courant dans la direction des cellules épidermiques (fig. 9) ; de tous ces rameaux qui peuvent naître dans n'importe quelle situation, les plus vigoureux seront toujours ceux dont la direction coïncidera avec des cloisons, toutes particularités qui montrent bien l'influence physique du substratum. La cuticule étant plus facile à décoller dans le sens longitudinal que dans le sens transversal, il est tout naturel de voir le mycélium s'orienter en conséquence.

Mais ici comme toujours l'extension longitudinale du filament ou de la ramification mère, celle aussi des rameaux d'un ordre plus élevé cessent à un moment donné ; c'est la *phase de remplissage* ou de recouvrement qui commence.

Comme dans le cas précédent, on en arrive à la constitution d'amas stromatiques complexes (fig. 11) qui se présentent bientôt sous l'aspect de nids desquels s'échappent de courts filaments dont la prolifération accroîtra le volume de l'ensemble.

La constitution de ces amas stromatiques, véritables pelotes ou lentilles mycéliennes dont nous avons représenté quelques exemples d'après les coupes transversales (fig. A. 4 *a*, pl. V *bis*) est encore favorisée par la résistance opposée par le substratum à la progression longitudinale. La poussée protoplasmique impuissante à vaincre cette résistance se trouve dès lors reportée sur les côtés et l'allongement du mycélium est désormais remplacé par un développement en largeur ou en profondeur. C'est ce que l'on voit sur les fig. 9 et 11 (pl. VIII) qui montrent chacune une pelote terminale, indice d'un arrêt de croissance superficielle.

Nous avons dit plus haut que, partant d'une branche transverse comme dans la fig. 9, les rameaux qui coïncidaient avec des cloisons épidermiques se développaient beaucoup plus vigoureusement que ceux qui se trouvaient au contraire cheminer sur le flanc de ces mêmes cellules. A voir cependant la fig. 10 il semble que l'inverse puisse avoir lieu. Un chapelet C, logé encore au dessus d'une cloison *a*, a émis une ramification oblique R sur le plat de la cellule épidermique. La ramification en est robuste ; ses éléments sont courts tout comme dans le chapelet mère. Deux rameaux de troisième ordre *r*, *r'* sont nés sur son parcours pour se diriger sur le plat et dans le sens de la longueur de la cellule. L'irrégularité de l'un de ces rameaux *r* d'ailleurs bifurqué à son sommet, la naissance d'un autre *r'* à son voisinage, aux dépens de la même cellule basale, sont un indice de la difficulté de progression. Mais la branche transverse R arrive normalement ou presque du dessus d'une nouvelle cloison ; elle se trouve dès lors attirée par deux chemins également faciles. C'est ce qui motive sa bifurcation, sa division en deux nouveaux éléments *b*, *b'* dont la rapidité de progression est telle qu'ils restent forcément très grêles pendant un certain temps. Ce sont là des filaments comparables au mycélium délié du début ; à un moment donné, l'allongement fera place à une dilatation transverse par refoulement de la poussée protoplasmique.

C'est de la même façon que les choses se sont passées dans le cas de la fig. 9 ; les filaments / coïncidant avec les lignes d'union des cellules épidermiques ont été très grêles au début de leur développement. La figure ne représente que la deuxième phase de leur évolution.

Plus le chemin est facile donc et moins le mycélium est robuste, *moins il paraît vigoureux* ; plus le creusement en est difficile et plus les filaments sont trapus.

La fig. 12 va nous montrer un nouvel exemple qui vient à l'appui de notre démonstration.

Jusqu'ici, quelle qu'ait été la situation du mycélium, les filaments ont toujours gardé une certaine régularité. Dans le cas présent, il est loin d'en être de même. Les ramifications trans-

verses du chapelet éprouvent une telle difficulté à se créer un chemin au dessus des cellules épidermiques qu'elles prennent un aspect coralloïde ou palmelloïde des plus démonstratifs. C'est sur les taches jeunes de fin de saison que nous trouvons ces particularités dues incontestablement à la difficulté de soulèvement de la cuticule, ainsi qu'à la difficulté de corrosion de la portion sous-jacente de la membrane. Non seulement la traversée des cellules E.E' est devenue très difficile, mais le mycélium développé au-dessus d'elles se trouve comme emprisonné dans un espace d'où il lui sera difficile de sortir. On en a la preuve dans les multiples digitations qui se développent au niveau des cloisons c , c' , à l'extrémité des branches transverses préalablement aplaties. Le passage au-dessus des cloisons est devenu un obstacle nouveau ; il est tel que les branches transverses, étalées, variqueuses et même profondément lobées développeront souvent des ramifications contournées en dedans ou même allongées parallèlement à lui. (1) Du côté de la cloison, les nouveaux rameaux r r' développeront encore des digitations, tout comme les extrémités fasciées. Dans un cas comme dans l'autre, la surface d'attaque se trouve considérablement augmentée et grâce à cela le niveau de la cloison pourra être atteint. On verra alors de longs filaments, grêles mais réguliers, se développer dans le nouveau chemin, contrastant beaucoup par leur conformation avec la portion du thalle qui leur a donné naissance.

Les stomates ont aussi une très grande influence sur la constitution générale du thalle. Rangés en lignes droites comme dans la plupart des monocotylédones, ces stomates laissent entre eux des espaces souvent restreints (fig. 8, pl. VI), dans lesquels les filaments mycéliens arrivent à s'engager. Mais il leur est difficile d'en sortir et pour ce motif toujours un contournement compliqué de hernies et de ramifications variqueuses ne tarde pas à apparaître. Les cellules stomatiques, elles, sont rarement intéressées ; elles constituent un obstacle difficile à vaincre. Les filaments mycéliens logés au-dessus de la cellule interstomatique tendent plutôt à les contourner pour les envelopper finalement d'un réseau dont quelques éléments peuvent néanmoins arriver à intéresser latéralement leur membrane propre. Jamais cependant le développement du thalle dans les membranes stomatiques n'est poussé bien loin. Mais par contre, et pour ce motif même, le stomate est la cause d'un retard dans la marche recouvrante du mycélium qui se ramifie abondamment dans tous les sens sur tout son pourtour (fig. 9.) Il en résulte finale-

(1) L'extension du thalle est parfois si difficile que son ensemble peut se réduire à un simple amas pseudo-parenchymateux abortif soulevant la cuticule (fig. 13). La maladie devient alors d'une bénignité telle que l'on peut la considérer comme pratiquement nulle.

ment des plaques épaisses de pseudo-parenchyme d'où partiront de préférence les filaments de pénétration ρ . Le développement des branches verticales pénétrantes peut même, jusqu'à un certain point, être considéré comme la conséquence de la difficulté d'expansion superficielle.

Quant aux stomates eux-mêmes, s'ils ne sont guère susceptibles d'être directement intéressés, il n'en souffrent pas moins de la présence du parasite. L'affaissement de leurs lèvres, bien visible sur les coupes tangentielles représentées fig. 9, nous apparaît comme la conséquence de la pression exercée par le mycélium développé en masse sur leur pourtour.

F. — FRUCTIFICATIONS

Le développement des spores (fig. 10. pl. VI) mérite d'être suivi sur les coupes transversales en même temps que sur les coupes tangentielles.

Ces spores sont incolores comme le mycélium ; on les met bien en évidence par la Benzoazurine ou plus simplement encore par le bleu coton qui les teignent en bleu comme le reste du thalle. Mais il est un réactif qui les en distingue dès le début, c'est le violet de gentiane qui, employé directement, sans mordantage préalable, en solution aqueuse, se fixe avec une très grande énergie sur le contenu protoplasmique alors que les portions végétatives ne sont nullement colorées. Il y a là une preuve de la différence chimique existant entre les deux protoplasmes fructifère et végétatif que la Benzoazurine et le bleu coton nous indiquent déjà grâce à une suffisante différence dans l'intensité de la teinte : le protoplasme fructifère retient plus énergiquement ces deux réactifs. On peut même par leur emploi mettre bien en évidence les cellules fertiles des chapelets dès le début du bourgeonnement sporifère qui se distingue ainsi du bourgeonnement végétatif si intense au début de la phase de remplissage (fig. 6. pl. VIII).

Les figures a, b, c, d, (pl. VI) représentant des portions mycéliennes vues en plan, les fig. e et f représentant des coupes transversales montrent nettement le développement de ces spores figurées en g dans l'état de maturité.

Disons tout de suite que ces spores apparaissent de préférence dans les portions renflées ou noueuses des chapelets, là en somme où des paquets stromatiques plus ou moins pénétrants prennent la place de lames mycéliennes plutôt recouvrantes,

(1) La plus forte coloration par les réactifs nous permet bien de le regarder comme tel.

(2) Cette situation première n'a rien d'absolu, mais il n'en est pas moins vrai qu'il y a là une différence générale d'avec le bourgeonnement végétatif qui débute plutôt au voisinage immédiat des cloisons.

La cellule végétative à protoplasme condensé (1) émet tout d'abord vers son milieu (2) un petit bourgeon qui, primitivement dressé normalement à elle, ne tarde pas à obliquer pour devenir le support de la spore.

Les spores (fig. g.) habituellement bi-cellulaires rarement bi ou même triseptées sont en forme de croissant, ou plus exactement falciformes. L'obliquité de leur très court support est inverse (fig. cit. et fig. h.) ; avec beaucoup d'attention on arrive à voir que dans l'immense majorité des cas le support présente un renflement au genou du côté de la concavité de la spore (h. 1). Ce renflement se présente naturellement sous la forme d'une boule lorsque la spore est vue de face. A maturité les spores se détachent d'elles-mêmes au dessus du renflement, mais lorsque l'on gratte les plages fertiles pour bien se rendre compte de leur faible diversité morphologique, la désarticulation des éléments non mûrs se produit fréquemment au-dessous du renflement et beaucoup de spores qui se montrent de face présentent alors à leur base une sorte de petite ampoule hyaline qui n'est autre chose que la projection du genou stérigmatique.

Ce genou peut d'ailleurs faire défaut ; le support est alors habituellement plus long ; il semble que les deux phénomènes d'allongement et d'épaississement s'excluent ou se compensent. (h. 2 et 3) Mais il arrive aussi que le renflement occupe la partie inférieure du support, au contact immédiat de la cellule végétative fertile. Il arrive aussi, mais plus rarement encore, que le très court support que nous pouvons bien appeler un stérigmate, fasse place à un véritable conidiophore bicellulaire (h. 4) l'élément support tendant quand même à se renfler comme s'il était sessile (fig. i comparer 1 à 2.)

D'une façon très générale les spores naissent isolément (1), une par cellule stromatique, mais, très exceptionnellement il est vrai, les deux modalités suivantes peuvent se rencontrer :

a) Deux spores ajoutées bout à bout ;

b) Deux spores nées côte à côte aux dépens d'une même cellule basale.

Les spores ajoutées bout à bout, que nous représentons détachées et en place (fig. j) ont été maintes fois constatées chez d'autres espèces de *Fusarium*. Quant aux spores jumelles (fig. k et l) elles présentent ceci de particulier que par suite peut-être de l'épuisement de la cellule basale (fig. k) il peut se faire que le support de l'une d'entre elles vienne à manquer.

Nous avons laissé supposer jusqu'ici que les fructifications n'apparaissent que sur les paquets de stroma (fig. f) ou tout au moins sur les chapelets (fig. c), que nous devons bien regarder

(1) Comme dans *Fusarium oxysporum* (The dry rot of Potatoes by Smith and Swingle, 1904.

comme le résultat d'une première stromatisation. Il est cependant possible de voir se développer des spores sur les filaments non stromatisés, et cela de très bonne heure. Ces spores sont souvent différentes des spores ordinaires ; plus petites, moins courbées, elles restent habituellement unicellulaires comme le fait a été constaté chez quelques espèces de *Fusarium* et notamment le *Fusarium Dianthi* (1). Il n'y a cependant rien d'absolu à cela.

Quelquefois même l'extrémité du filament devient fructifère. Deux spores, rarement plus, peuvent alors naître au voisinage l'une de l'autre (fig. *u*) à l'extrémité de ramifications dont l'allongement est alors terminé et qui répondent bien par leur situation et leur nature aux supports plus haut étudiés (fig. *h*)

Il est encore une particularité sur laquelle il nous paraît intéressant d'appeler l'attention.

On sait que beaucoup de champignons filamenteux sont capables d'enkyster des articles mycéliens, de former ainsi des éléments susceptibles de remplacer les spores dans la perpétuation du type. Le fait a même été constaté dans le genre *Fusarium*. Il a été observé des chlamydospores aériennes dans les cultures de *Fusarium polymorphum* (2) et *oxysporum* (3). Delacroix a décrit de pareils kystes ou chlamydospores dans le *Fusarium Dianthi* (4) qui en plus de la vie parasitaire peut aussi se développer aux dépens des matières humiques du sol. (La plupart des *Fusarium* sont d'ailleurs saprophytes). Massee a fait des observations analogues chez le *Fusarium Lycopersici* (5).

La fig. 7 représente des dilatations simples ou associées en courts chapelets, terminales ou intercalaires, dont quelques unes, les plus âgées, présentent à leur intérieur une ou deux gouttelettes huileuses.

Ce sont là des formations exactement comparables aux chlamydospores du *Fusarium Dianthi*. Comme elles, elles sont capables de germer ; mais il y a entre les deux une différence profonde. Les chlamydospores du *Fusarium Dianthi* sont le résultat d'un enkystement local d'un mycélium libre. Le mycélium du *Fusarium hordearium* est au contraire toujours interne et ses chlamydospores développées entre les cellules tout comme le mycélium d'où elles dérivent ne peuvent être mises en liberté que par suite de la décomposition du tissu de la feuille. C'est sur les vieilles laches d'arrière saison, profondément altérées qu'on les rencontre et il est facile de les faire germer en gardant la préparation en chambre humide pendant quelques jours. Le

(1) DELACROIX. La maladie des oeillets, in *Ann. Instit. Agronom.* 1901.

(2) MATRUCHOT. Recherches sur le développement de quelques mucédinées.

(3) ERWIN SHMITH et Deane SWINGLE *loc. cit.*

(4) *Op. cit.*

(5) *Op. cit.*

mode de germination ne présente rien de particulier. La chlamydospore ellipsoïde ou ovoïde, suivant qu'elle était intercalaire ou terminale, germe par l'un de ses pôles ou successivement par les deux en un filament mycélien d'abord grêle et à longs articles, puis très ramifié et abondamment cloisonné. Le processus du développement est absolument le même que pour les conidies.

Il y a là, on le voit, un fait nouveau qui fait de suite penser aux ustilaginées du genre *Entyloma* avec lesquelles notre champignon n'est cependant nullement apparenté (1).

G. — RÉSUMÉ

Le thalle de cette nouvelle espèce est partie sous-cuticulaire, partie interne.

La portion interne peut manquer.

Ce thalle est toujours colorable par le Bleu coton et la Benzazurine.

Il fixe bien le rouge congo après action de l'eau de javelle.

La nutrition du mycélium sous-cuticulaire se fait partie par osmose, partie par corrosion de la couche cellulosique.

Cette corrosion est souvent irrégulière ; elle peut être poussée au point d'amener localement la disparition complète de la membrane cellulosique, le thalle devenant alors accidentellement intracellulaire.

Cette corrosion est surtout prononcée dans la gaine où la cuticule est plus épaisse et plus difficile à disloquer.

En général, le début du développement se fait immédiatement au-dessous de la cuticule vraie, quelquefois plus profondément.

La conformation du thalle sous-cuticulaire dépend jusqu'à un certain point de l'architecture épidermique ; les régions correspondant aux cloisons verticales constituent le chemin de prédilection.

Filamenteux à l'origine, ce thalle finit par constituer des lames à une ou plusieurs assises de cellules. Deux phases principales sont donc à noter dans son développement : une phase de *prise de possession* et une phase de recouvrement, durant laquelle toute la surface foliaire peut finir par être intéressée.

On passe d'une phase à l'autre :

1° Par la transformation des filaments primitifs en chapelets.

2° Par la prolifération latérale des cellules de ces chapelets, prolifération localisée ou généralisée, de façon à arriver à la production de lames, plaques ou mêmes pelotes stromatiques.

Les stomates sont une cause d'irrégularité du thalle superficiel.

(1) Les *Entyloma* ont bien des conidies externes, fusariiformes et des spores (ou kystes basidiogères) internes.

La pénétration se fait de préférence en face des amas stromatiques.

Les stomates, en gênant l'évolution superficielle du thalle, facilitent la constitution des amas stromatiques et conséquemment **favorisent la pénétration.**

Le mycélium est et reste intercellulaire. Il se développe souvent en volumineux amas dans les méats intercellulaires qu'il arrachait en comprimant les éléments voisins.

Les spores micolores comme le mycélium en diffèrent au point de vue chimique, comme l'indique la grande affinité de leur protoplasme pour le violet de gentiane.

La plus forte coloration par le Bleu coton permet de distinguer avant la sporulation les cellules fertiles des cellules végétatives.

Les éléments des chapelets sont à peu près les seuls fertiles.

Les cellules conidizennes sont localisées de préférence aux **nœuds des chapelets.**

Il se produit à la fin de la végétation des kystes ou chlamydospores à l'intérieur des tissus.

DIAGNOSE

FUSARIUM HORDEARIUM sp. nov.

Conidiophores naissant d'un thalle sous cuticulaire, épars, hyalins, très courts, 3 à 5 μ de long., simples, courbes, genouillés, apiculés près de la spore. *Conidies* hyalines, pointues, falciformes uniseptées, rarement bi-triseptées, 18 à 24 μ / 3-4.

Sur feuilles vivantes de l'orge (Escourgeon d'automne) dans le champ d'expériences de l'Ecole d'Agriculture de Rennes.

CHAPITRE VI

MARSONIA ROSÆ (Bonord) Briosi et Cavara 1

(PLANCHES IX et X)

A. — CARACTÈRES EXTÉRIEURS.

Le *Marsonia Rosæ* se signale à l'attention des observateurs dès le début de son développement par la présence de taches noires sur la face supérieure des feuilles du rosier. Saccardo le mentionne, d'après Bonorden, sur *Rosa gallica*, *centifolia* et *rubiginosa* ; Briosi et Cavara sur *Rosa hybrida* et *Borboniana*. Nous l'avons rencontré presque uniquement sur les Roses Thé (*Rosa Indica*) et les hybrides remontant (*Rosa indica* ou *semperflorens* × *Rosa gallica*).

Comme le font très judicieusement remarquer Briosi et Cavara, il s'en faut que toutes les variétés d'une espèce donnée soient atteintes au même degré. Certaines d'entre elles ne pré-

(1) Briosi et Cavara ont avec raison rattaché notre champignon aux Mélanconidées du genre *Marsonia* (*I funghi parassiti delle piante coltivate...* n° 97 Bonorden qui l'a étudié en premier lieu en faisait un hyphomycète : *Dicoccum Rosæ* (*Beitr. zur Mykol. in Bot. Zeit.*, 1853) que Saccardo place, avec un point d'interrogation il est vrai, parmi ses Dématiées *Didymosporæ micronemæ*, à côté des genres *Cycloconium* et *Bispora*.

Saccardo ajoute que c'est très probablement là une forme conidienne d'une sphæropsidée : *Actinonema Rosæ* (Syll. III. p. 408).

Les *Actinonema* sont, on le sait, des sphérioidées *Hyolodidymées*. C'est pour cette raison que Saccardo rattache à ce genre le champignon en question décrit par Libert et Fries comme un *Asteroma* (*Asteroma Rosæ*, Lib. — Ann. soc.

Linn. 1826.) ; *Asteroma radiosum*, Fr. — Eleunch. II.). On ne peut en effet conserver le nom générique de Libert et Fries, les *Astéroma* étant des sphérioidées hyalosporées (à spores simples). Il est vrai que Winter (*Kryptogamen Flora*) le maintient dans le genre *Astéroma* auquel il donne une autre signification que Saccardo dont il reproduit les figures représentant les spores bicellulaires (d'après les *Fungi Italici* de l'auteur).

D'autre part, Rostk. (*Plantenpatologi*, p. 502.) décrit l'*Actinonema Rosæ* non comme sphæropsidée, mais comme Mélanconidée. Il donne une figure schématique concordant bien avec les observations de Briosi et Cavara et les nôtres.

Donc les descriptions et figures que donnent les auteurs au sujet de l'*Actinonema* (*Asteroma Rosæ*), la forme et la dimension des spores surtout, nous autorisent à penser qu'il y a peut-être eu confusion et que les deux champignons, *Marsonia* et *Actinonema*, pourraient bien être non seulement deux formes d'une même espèce, mais une seule et même forme. Il est en effet possible, si l'on se contente par exemple d'examiner des coupes tangentielles de prendre pour des pycnides de simples amas de stroma sous cuticulaire.

Nous reprendrons plus loin cette intéressante question de classification.

sement jamais que des taches isolées sur les feuilles, alors que parfois — sont complètement envahies d'assez bonne heure, la date choisie étant beaucoup plus haute que dans les plantes saines.

Le champignon qui nous occupe exerce surtout ses dégâts à l'automne, de septembre aux gelées, mais il peut apparaître plus tôt, plus souvent il est vrai sur les feuilles âgées, voisines de la ramification, que sur les feuilles très jeunes. Ce qui fait qu'après la chute des organes envahis, les rameaux présentent vers leur sommet un bouquet de jeunes feuilles se développant d'autant plus activement que celles de la base se sont fanées plus tôt et en plus grand nombre. Il se passe ici ce que l'on constate dans beaucoup d'autres cas, dans la vigne atteinte de mildiou, par exemple. Les matériaux nutritifs continuant à affluer malgré la disparition d'une quantité de feuilles, il s'en forme de nouvelles pour les utiliser et les élaborer. Il est vrai que ces feuilles tendres et tendrement formées sont assez fréquemment attaquées par le *Botrytis Sphaerotheca peronospora* qui vient ajouter ses effets à ceux du *Marsonia*.

Les taches produites par le *Marsonia Rosae* sont dans la plupart des cas très caractéristiques. Il arrive cependant qu'on puisse les confondre avec les vieilles taches d'oïdium, mais c'est là une erreur que l'on trouvera son explication dans l'étude attentive de la marche du mycélium.

Ces taches qui peuvent atteindre et même dépasser un centimètre de diamètre, sont très habituellement arrondies, à contours francs. Il y a sur le pourtour une véritable arborisation de couleur noirâtre comme l'ensemble de la tache. Tous les auteurs qui se sont occupés de la maladie n'ont pas manqué de signaler cette particularité *marginis... rotundaginatae a contorni* *marginis a dendritica* — Briosi et Cavara : *fibrillo e centro* *indistinctis, ramosis distinctis* — Saccardo).

Sur ces taches finissent par se montrer de petites ponctuations noires qui se détachent assez nettement, même à l'œil nu à un examen attentif, grâce à leur aspect plus brillant que l'ensemble de la tache. On peut même remarquer, surtout en s'aidant de la loupe, qu'elles sont habituellement disposées en cercles concentriques, ainsi que Briosi et Cavara le font remarquer. Ce sont les fructifications du champignon, simples amas de spores nées d'un stroma sous-cuticulaire qui se font jour au dehors grâce au déhiscement de la cuticule préalablement soulevée en dôme.

Autour de taches d'un noir uniforme et simplement fibrillaires sur les bords, on rencontre assez souvent aussi d'élégantes arborisations suivant des places circulaires, facies correspondant plus exactement à la diagnose de Saccardo. Les choses se passent alors comme si autour d'un point pris comme centre des ramifications tourmentées se formaient sans jamais arriver à se toucher. Il faut dire, d'ailleurs, que la maladie débute toujours de cette

façon ; seulement, tandis que dans certains cas les premiers rameaux partant du centre ne tardent pas à se ramifier à leur tour de façon à occuper rapidement l'intervalle qui les sépare, il en est d'autres où ces mêmes rameaux cheminent chacun indépendamment des voisins sur un espace beaucoup plus long.

La disposition inverse peut également se constater ; c'est-à-dire que les taches ne présentent plus ces fibrilles rayonnantes tranchant nettement par leur teinte noire sur le fond vert de la feuille. Les taches sont dans ce cas de couleur plus claire et les arborisations périphériques sont simplement représentées par un estompage irrégulier dont nous nous expliquerons plus loin la raison d'être. Il peut arriver dans ce dernier cas que les taches de *Marsonia* se confondent à l'examen microscopique avec celles causées par le *Sphaerotheca pannosa* sur les organes adultes, après disparition des filaments mycéliens.

Les coupes transversales montrent dans les cellules épidermiques correspondant à la région noire des amas d'une substance brune presque toujours localisée dans la portion externe de la cellule, la moitié interne restant habituellement incolore. Ces amas bruns tantôt à peu près homogènes, tantôt plus ou moins vacuolaire ou granuleux, se résolvent assez souvent en globules de formes variables bien mieux visibles sur des coupes tangentielles. On est en présence donc de ces nombreux cas de *Brunissure* dont nous avons montré ailleurs la véritable signification ; (1) il est inutile d'y revenir et d'insister à nouveau sur l'opportunité qu'il y a à considérer ces corps comme de simples *produits de dégénérescence du contenu cellulaire*.

C'est en majeure partie de la production de cette substance brune intraépidermique que dépend la coloration foncée des taches. C'est de son importance et de la rapidité de sa formation, de son accumulation au voisinage immédiat des filaments mycéliens ou à une plus ou moins grande distance que dépend précisément l'aspect extérieur des taches sur lequel nous avons assez longuement insisté.

B. — COUPES TANGENTIELLES

Les coupes tangentielles sont nécessaires pour se rendre compte de l'aspect général du mycélium et de son mode de progression.

Ivalin à l'état jeune, le mycélium jaunit puis brunit et à l'âge adulte, lorsque les fructifications se montrent, il est devenu de

(1) Le facies globulaire répond exactement aux altérations caractéristiques de la Brunissure de la Vigne. On sait que Debray regardait ces globules comme des kystes de son *Pseudocommis*, alors que Viala et Sauvageau les tenaient pour des produits de l'excrétion de leur *Plasmodiophora*.

couleur foncée, la teinte s'irradiant autour des fructifications plutôt qu'elle ne progresse régulièrement du centre des taches vers la périphérie.

A cet état, le traitement à l'acide azotique suivi de l'action de l'acide lactique constitue la meilleure méthode d'étude. Les filaments hyalins eux-mêmes peuvent être facilement observés en raison de la transparence des tissus.

Néanmoins, le bleu colon, la benzoazurine et la rosazurine peuvent être utilisées. (1) Mais le bleu colon n'agit que sur des coupes extrêmement fines, après action prolongée de l'acide lactique et encore la couleur ne se fixe-t-elle guère que sur le contenu. La Benzoazurine est préférable, mais son action paraît très capricieuse. Ce n'est qu'après bien des tâtonnements, quant à la durée d'action de la potasse alcoolique notamment, qu'on arrive à des préparations nettes. La substance colorable (callose) se présente sous un état d'agrégation tel que la modification à produire par les réactifs précédant la coloration est très difficile à réaliser.

Le mode de progression de ce mycélium est bien différent de celui de la plupart des espèces qui font l'objet de ce travail.

Tandis que dans beaucoup des cas étudiés, le thalle prend d'abord possession du terrain, par exemple en enveloppant les cellules d'une ceinture de laquelle s'échapperont des ramifications tendant à recouvrir la surface entière d'un réseau aux mailles serrées, le mycélium du *Marsonia Rosæ* au contraire se développe sous direction déterminée à l'avance. Il faut noter, d'ailleurs, que les dépressions épidermiques sont faibles chez les divers rosiers et c'est là peut-être la cause essentielle de ces différences.

Les filaments mycéliens du parasite montrent toujours une tendance très accusée à se grouper, de façon à former des ensembles fasciculés que l'on peut considérer comme des ébauches de Rhizomorphes (fig. 2. pl. IX.) Il n'y a pas, il est vrai, de véritables cordons, l'association se faisant dans un seul plan ; il n'y a pas, à plus forte raison, différenciation des éléments périphériques en appareil de protection, les filaments étant suffisamment protégés par la lame membraneuse cuticulaire qui se trouve au-dessus d'eux. Il n'y a pas davantage concrescence parfaite des tubes mycéliens, mais cependant les divers filaments finissent par se réunir à l'aide d'un ciment noirâtre soluble dans l'Eau de Javelle.

L'association se fait de très bonne heure ; ce n'est que vers l'extrémité que l'on peut voir des filaments libres sur une certaine longueur, toujours faible d'ailleurs. Il est vrai que d'autres

(1) Le rouge magenta aqueux peut également être employé directement sur des coupes fraîches.

filaments s'échappent latéralement pour courir à la surface de la membrane cellulosique et souvent même y pénétrer, ainsi que nous le verrons plus loin. On pourrait même, jusqu'à un certain point, les considérer comme des filaments chercheurs (fig. 3.)

On peut concevoir la formation de ces ensembles que nous appellerions volontiers des *pseudo-rhizomorphes* de deux façons différentes. Ou bien les filaments qui les constituent proviennent de la division d'un même filament originel (fig. 2.) ou bien ils sont formés par la réunion de filaments provenant de directions différentes (fig. 4.)

Les deux modes de formation se retrouvent, mais il faut reconnaître que le premier est de beaucoup le plus fréquent. Avec le deuxième on arrive facilement à la constitution d'un réseau plus ou moins irrégulier, alors que le plus souvent on a des cordons distincts comme l'indique Saccardo. Il est d'ailleurs inutile de faire remarquer que ces différences sont plus apparentes que réelles, car les divers cordons rayonnant indépendamment autour d'un centre donné dérivent naturellement d'une origine commune. Les différences dont nous parlons sont donc tout simplement des différences dans la longueur relative des portions libres, ce qui n'empêche pas que l'aspect macroscopique des plages atteintes est sous la dépendance directe de ces variations.

Comment s'organisent ces pseudorhizomorphes ?

On pourrait croire au premier abord, à considérer seulement les extrémités, que la multiplication des filaments se fait par voie dichotomique (fig. 1). Mais si l'on examine le même filament divisé à son sommet en deux branches égales à une certaine distance de l'extrémité, on voit que la ramification est aussi latérale

(fig. 2, *a*). Les rameaux se forment de préférence au niveau des cloisons qui sont d'ailleurs très nombreuses ; seulement, en raison même de la situation de ces filaments à l'intérieur de la membrane épidermique, le rameau latéral tend constamment à profiler du chemin tracé par le filament mère. Il s'accole à lui, les deux cheminent parallèlement (fig. 2 *b*, *c*) jusqu'au moment où la résistance étant moins grande, il leur sera possible de s'écarter l'un de l'autre (fig. 2 *d*).

Lorsqu'on examine comparativement les divers filaments qui entrent dans la constitution d'un pseudorhizomorphe, il est tout naturel de voir les filaments du centre beaucoup plus réguliers que ceux de la périphérie (fig 9). Les dichotomies paraissent beaucoup plus fréquentes que les ramifications latérales, ce qui ne veut pas dire que des rameaux latéraux ne puissent se former, mais ces rameaux sont beaucoup plus abondants sur les filaments du pourtour, souvent très irréguliers de forme, variqueux. Les renflements qu'ils présentent se trouvent disséminés un peu

partout, mais on en voit surtout au voisinage immédiat des cloisons et du côté du centre de la tache. Cela nous permet donc de regarder ces renflements ou tout au moins beaucoup d'entre eux comme des ébauches de ramifications empêchées dans leur évolution par la résistance du milieu. Ces sortes de bourgeons (fig. 9 pl. IX), simples expansions des cellules mycéliennes apparaissent aussi sur les filaments du centre lorsqu'un certain espace libre existe à côté d'eux.

Il ne faudrait pas croire cependant que tous les rameaux dont peut être pourvu un filament axial se soient formés après que ce filament s'est uni à d'autres. La poussée protoplasmique est habituellement beaucoup plus forte dans le filament mère que dans ses ramifications et lorsqu'un deuxième filament vient à se trouver à côté quoiqu'au dessous d'elles, ce dernier plus vigoureux progresse rapidement jusqu'à les atteindre et même les dépasser, cheminant à côté du premier contre lequel il les refoule.

Il est vrai que la poussée latérale peut continuer après le passage du deuxième filament, de façon à forcer la ramification à passer au-dessus ou au-dessous de lui, le pseudorhizomorphe primitivement lamellaire tendant par ce fait même à s'organiser en cordon. Mais ces entrecroisements dont nous avons représenté quelques exemples particulièrement nets par la fig. 2 *c*. pl. IX sont l'exception ; la plupart du temps l'association se fait dans un seul plan.

Cet entrecroisement peut aussi s'effectuer entre filaments appartenant à deux cordons voisins qui viennent à converger. (fig. 4.) Mais habituellement la convergence de filaments d'origine immédiate différente a pour résultat la fusion des lames mycéliennes. Deux cas peuvent alors se présenter : ou bien le filament qui arrive plus ou moins obliquement au contact d'un autre, éprouvant une trop grande résistance pour passer au-dessus ou au-dessous sera entraîné à modifier la direction de sa course pour cheminer à côté de lui ; ou bien il se produira un arrêt de développement, momentanément du moins. L'extrémité du filament nouveau se trouvant butter contre un obstacle, il se renfle, s'aplatit sur lui (fig. 5 et 6 *a*, pl. IX), la poussée protoplasmique se trouvant bientôt rejetée en arrière, à moins qu'elle n'ait pour effet d'amener un développement de nouveaux rameaux aux dépens de cette région occasionnellement hypertrophiée. Pareil phénomène se produit d'ailleurs, assez rarement, il est vrai, lorsque deux filaments viennent à buter l'un contre l'autre, ce qui peut donner une apparence d'anastomose (fig. 6 *b*). Ces anastomoses ne se constatent jamais. Le cas représenté fig. *c* lui-même doit être interprété autrement. Un filament a envoyé une ramification oblique qui, venant à la rencontre d'un deuxième filament, s'est dirigée après bifurcation parallèlement à lui. Ce travail a nécessairement pour conséquence une

entrave apportée dans la circulation des liquides nutritifs, un refoulement en arrière de la poussée protoplasmique qui, comme tout à l'heure (fig. 6. *b*) a provoqué le développement d'un nouveau rameau.

Il se passe donc chez le *Marsonia* ce que nous avons constaté ailleurs. Les ramifications nombreuses et l'irrégularité du mycélium sont dues à des difficultés d'extension du thalle au sein de la membrane épidermique.

Nous avons décrit ailleurs, chez le *Venturia circinans* par exemple, des exemples de formation de palmettes, des cas d'organisation coralloïde provoqués par des difficultés de progression superficielle et non par une surabondante nutrition, comme on pourrait le croire au premier abord.

Les mêmes phénomènes se retrouvent chez le *Marsonia* (fig. 7 *a* et *b*., pl. IX). Ils sont plus rares il est vrai, mais ils sont localisés dans les mêmes régions, au niveau des grosses nervures.

Les cellules épidermiques supranerviennes à peu près régulièrement rectangulaires vues en plan sont, sur la coupe transversale, séparées par des dépressions nettement accusées. Le mycélium éprouve une grande difficulté à remonter le flanc de la cellule, il tend plutôt à se diriger le long de la dépression. Mais si le cordon ou le simple filament mycélien arrivent normalement à la direction générale de ces cellules épidermiques, la poussée protoplasmique étant toujours plus forte dans la direction longitudinale, on arrive à obtenir des ramifications très compliquées, des cellules variqueuses, des ensembles coralloïdes plus nets encore peut-être que chez le *Venturia*, tout à fait comparables à ceux que présentent quelques mycéliums internes.

Les exemples que nous donnons sont démonstratifs (fig. 7, *a* et *b* pl. IX). Ils montrent bien cette origine surtout d'ordre physique ou mécanique. On voit dans les deux cas quelques ramifications qui arrivent à franchir l'obstacle. Une fois arrivés au delà de la nervure, au dessus du parenchyme vert, les cordons se reforment comme à l'ordinaire (*a*), à moins que le mycélium ne s'oriente dans le sens de la nervure, à moins aussi qu'il ne se soit épuisé dans ses trop nombreuses ramifications, la lame mycélienne ainsi formée ne contribuant plus à la formation des corps reproducteurs.

Au lieu de ces palmettes supranerviennes relativement larges et plus ou moins disjointes, on peut voir des cordons dont le sommet légèrement étalé est simplement constitué par une série de digitations, témoins des efforts poursuivis pour traverser l'obstacle. A peu près toujours dans ce cas le pseudorhizomorphe se ramifie en arrière, la poussée protoplasmique axiale se détournant au profit des nouvelles ramifications.

Nous avons dit plus haut qu'on pouvait observer à l'extrémité des cordons pseudorhizomorphiques des sommets mycéliens individualisés. Ces extrémités libres ou si l'on préfère disjointes ne sont bien visibles que sur des feuilles en pleine végétation. A la fin les cordons seront parfaitement constitués jusqu'à leur extrémité qui bien souvent alors se résoudra en une série de digitations serrées témoignant de la lenteur et de la difficulté de progression de l'ensemble. Cette observation prouve que la puissance d'allongement est malgré tout limitée ; avec le temps l'accroissement terminal devient plus faible. Mais par contre le diamètre des cordons est d'autant plus grand que les extrémités sont plus digitées ; les ramifications disjointes sont elles-mêmes plus nombreuses, le recouvrement est plus complet. Il nous faut donc admettre que l'accroissement du thalle devient progressivement surtout intercalaire s'il était plutôt terminal au début. Nous en revenons dès lors aux deux phases de *prise de possession* et de *recouvrement* que nous avons distinguées dans bien d'autres cas. Le développement individuel des sommets mycéliens peut même être considéré comme répondant à la phase d'*exploration* notée ailleurs (*Guignardia*).

C. — FRUCTIFICATIONS.

Nous avons laissé supposer que les fructifications apparaissent sur le mycélium développé en palmettes dans les régions nerviennes. Il ne faudrait cependant pas croire que ce soit là l'origine immédiate et unique des paquets de stroma fructifère. Ces amas de stroma ne sont à peu près jamais terminaux, mais bien intercalaires.

Nous représentons fig. 8 (pl. IX) le début de l'un d'entre eux. Il dérive on le voit d'un pseudorhizomorphe qui cheminant dans le sens de la flèche a développé en même temps une portion végétative B. Le filament axial du cordon est resté passif. Ce sont les deux filaments latéraux qui seuls sont stromatigènes. C'est ce que l'on observe le plus souvent, pour la bonne raison que le développement se fait plutôt en surface qu'en épaisseur. Il n'y a à cela rien d'absolu cependant (1).

Le stroma en arrive à se constituer par suite d'une prolifération latérale des articles des filaments ; les nouveaux éléments formés qui se cloisonnent activement au fur et à mesure de leur allongement se multiplient par bifurcation terminale, l'examen de la périphérie le montre. Il y aura ensuite redressement tant des extrémités que des articles plus anciens et cette fois

(1) La plupart du temps les disques fructifères dérivent chacun d'un cordon unique. Ils peuvent cependant être d'origine mixte, se développer aux points de réunion de cordons d'origine différente. Ils sont dans ce cas toujours plus irréguliers

les cellules constituant le filament axial du pseudorhizomorphe évolueront de la même façon (2).

Quant à la formation des spores (fig. 10), spores bicellulaires, hyalines, ou légèrement verdâtres, guttulées, légèrement courbes et rétrécies au niveau de la cloison, elle est également des plus simples.

Les coupes transversales montrent les plaques de stroma hérissées d'une quantité de bâtonnets qui soulèvent la cuticule en dôme pour la rompre à un moment donné sous l'effet de leur poussée commune. Chacun de ces bâtonnets primitivement conique voit sa pointe s'arrondir en même temps que son diamètre général augmente. Une cloison se montre en son milieu et la spore dès lors sessile n'a plus qu'à se séparer du mycélium support par une cloison transverse, cela du moins pour être morphologiquement différenciée. Il arrive assez souvent il est vrai qu'une cloison se montre avant l'arrondissement du sommet. Il se produira alors un allongement de la portion supérieure à la cloison, de la portion terminale même, ce qui est à un moment indiqué par le plus fort diamètre de la base. Et ce n'est alors que lorsque ce deuxième allongement aura été suffisant que la spore pourra se différencier comme précédemment. Elle se trouvera cette fois insérée sur un court conidiophore qui brunît rapidement, en prenant la teinte générale de la couche

(2) Les portions fructifères sont toujours plus foncées que les portions purement végétatives, la phase hyaline y est par contre de très courte durée et pendant un temps assez long on peut, grâce aux acides lactique ou azotique, isoler pour ainsi dire les acervules du reste, puisqu'elles seront seules visibles par le fait même de leur coloration. Cette coloration est d'autant plus prononcée que le soulèvement cuticulaire de la région est plus prononcé, elle paraît être la conséquence de l'action de l'air emmagasiné au dessous de la cuticule. Peu à peu d'ailleurs, ce brunissement gagnera le thalle végétatif à partir des disques fructifères ; il ne sera cependant pas régulièrement progressif. Il restera pendant assez longtemps localisé suivant un cercle dont le diamètre n'excèdera guère celui de l'acervule. Ce n'est qu'à partir de ce cercle périfructifère que la teinte brune s'étendra progressivement jusqu'à l'extrémité des cordons. Cela tient à n'en pas douter à ce fait que le soulèvement cuticulaire correspondant à l'introduction d'air dans la région fertile se répercute jusqu'à une certaine distance le long des cordons végétatifs. La meilleure preuve, c'est qu'en remplaçant l'acide azotique par l'acide chlorhydrique chloralé, en faisant agir la polasse pendant un temps assez court avant de colorer à la Benzoazurine, en opérant sur des taches assez jeunes, au début de l'apparition des fructifications, la couleur ne se fixe que dans les régions fructifères et tout autour sur les portions végétatives avoisinantes. Les régions fertiles sont dès lors devenues parfaitement perceptibles à l'œil nu. Après une durée d'action convenable des réactifs précédant la coloration, au contraire, l'ensemble du thalle se colorera. Ces réactifs ont donc pour objet non pas seulement de modifier le thalle, mais aussi de permettre au colorant de pénétrer jusqu'à lui au travers de la cuticule. La facilité d'accès est maximum dans la région fructifère soulevée en poche ; si le colorant se fixe encore très facilement à la périphérie, cela tient évidemment à ce que le soulèvement s'est irradié tout autour de cette poche. Il est trop faible par ailleurs pour permettre une diffusion suffisante de la couleur.

stromatique dont il est dérivé, à tel point qu'il pourrait passer inaperçu à l'observateur non prévenu.

Ce sont là des faits un peu en dehors de notre sujet, il nous a cependant paru intéressant de les exposer en passant, quitte à y revenir plus tard d'une manière plus détaillée. Les exemples de spores sessiles dans ce groupe de champignons ne sont pas si fréquents qu'il n'y ait quelque intérêt à faire connaître celui-ci(1).

Il y a d'ailleurs une autre raison pour nous décider à exposer ces détails de développement des acervules.

Comme nous le disions au début de ce chapitre, les acervules pourraient être pris et nous paraissent à peu près certainement avoir été pris pour des pycnides. La fig. A (pl. IX) ne pourrait elle pas être prise pour une pycnide miniature à un faible grossissement, sur des coupes laissant à désirer. Que faut-il pour cela ? Que la cuticule qui en constitue la paroi soit simplement regardée comme une poche pseudoparenchymateuse, comme constituée par un prolongement du stroma fructifère de la base. La confusion est d'ailleurs encore plus facile à faire sur les coupes tangentielles. Elle peut même se faire plus tard; après la rupture de la poche au stade représenté en B on aurait des pycnides largement déhiscences comme chez tant de *Septoria*. Tous les stades intermédiaires se constatent d'ailleurs, depuis l'ouverture irrégulièrement circulaire qui débute au sommet du dôme cuticulaire jusqu'à l'éclatement sur une large surface.

En d'autres termes, la confusion entre Mélanconiées et Sphærospidiées est excusable dans le cas qui nous occupe. N'a-t-elle d'ailleurs pas été faite bien souvent autre part, à propos des *Septoglaum*, *Cylindrospodium* et *Septoria* par exemple.

Il faut ajouter que les acervules sont quelquefois extrêmement étendus. Si en A et B, ils n'intéressent que le diamètre de deux

(1) Nous nous empressons de reconnaître que cette observation a été faite avant nous. Montemartini par exemple, dans son intéressant travail sur les rapports des Mélanconiées avec les groupes voisins (*Ricerche sopra la struttura delle Melanconie e i loro rapporti cogli Ifomiceti e colle Sferossidie* — Estratti degli Atti del R. Istituto Botanico dell' Università di Pavia) a nettement signalé cette absence de conidiophores (« I conidiofori sono essi pure indistincti... le ife vegetative del micelio mandino delle estremità entro l'epidermo ed che questo estremità si trasformino interamente in conidi. Per questo carattere il fungo s'avvicinerebbe agli ifomiceti micronemæ et comme tale fu descritto dal Bonorden... » p. 24).

Tout en état exactes en ce qui concerne les spores, les observations de l'auteur laissent à désirer puisque, en dépit du travail de Scribner (voir Introduction page 9) dont il ne paraît pas avoir eu connaissance, il laisse bien supposer que le mycélium se développe dans la profondeur des tissus, qu'il ne fait que fructifier dans les couches superficielles, sous la cuticule : *legli acervuli sono sottocuticolari*. C'était également l'opinion de Bonorden qui le premier a étudié ce parasite (« Die unreifen spore stehen aufrecht unter der Epidermis und entspringen ohne stiel von einem fädigen mycélium welches in der substanz des Blattes sich verbreitet » — *Beitrage zur Myk. logi*, in Bot. Zeit. 1853. p. 281).

ou trois cellules épidermiques, leur surface peut être beaucoup plus grande ailleurs (voir C, D, qui n'en représentent que des moitiés). Ils deviennent alors tellement diffus qu'on est bien en droit de se demander si Briosi et Cavara ont eu raison de changer le nom générique et par suite de classer le parasite dans un nouveau groupe, de le faire passer des hyphomycètes parmi les mélanconiées. Quelle différence fondamentale y a-t-il entre ces fructifications et celles de divers hyphomycètes tels que les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* pour ne parler que des types étudiés dans ce travail. Il n'y a guère qu'une exagération de surface dans ce dernier cas. Toute la différence tient donc à une question de plus ou de moins.

Nous n'en maintiendrons pas moins la désignation de Briosi et Cavara à cause de la tendance, mais de la tendance seule, que présente le thalle à différencier des paquets localisés de stroma fructifère. Une dernière raison milite en faveur de cette manière de voir, c'est que sur ces surfaces tous les éléments du stroma deviennent fructifères, alors qu'il est loin d'en être de même chez le *Fusicladium*. Il est vrai encore que lorsque le *Fusicladium pyrinum* par exemple forme sur les tiges ces volumineux amas stromatiques dont nous avons représenté un exemple typique pl. XXXIV, tous les éléments superficiels du pseudoparenchyme peuvent également fructifier. Mais comme ailleurs, sur les feuilles par exemple, il n'en est pas forcément ainsi, il s'ensuit qu'en prenant la note moyenne, on arrive à des différences correspondant suffisamment à la distinction saccardienne des mélanconiées et hyphomycètes pour que nous ne proposons aucun changement.

Il n'était peut-être pas déplacé d'ouvrir cette parenthèse pour bien montrer une fois encore qu'il s'agit ici, comme toujours en systématique, de divisions arbitraires, de groupements artificiels et par là même forcément imparfaits, donc perfectibles (1).

(1) Dans le travail plus haut cité Montemartini insiste sur cette question de parenté du *Marsonia* avec les Hyphomycètes. Après avoir constaté, comme nous l'avons vu, que les fructifications se forment sous la cuticule, il est amené à conclure que le *Marsonia Rosa* se rapproche par ce caractère des hyphomycètes *miconemæ* (comprenant le *Cycloconium* étudié plus haut). Les conidiophores avorteraient par suite de la pression exercée sur les extrémités fertiles par la cuticule, pour une raison purement mécanique par conséquent.

Il en serait de même d'ailleurs pour d'autres mélanconiées. Ces formes fructifères ne seraient pas autre chose que des formes adaptationnelles ou mieux occasionnelles de champignons originellement pourvus de vrais conidiophores. Ce seraient là des *hyphomycètes modifiés par les conditions physiques du milieu*.

En cultivant au milieu semi fluide des mélanconiées voisines de la nôtre, le *Marsonia Populi* et le *Glæosporium crocatum* par exemple, Montemartini a vu en effet se développer de vrais conidiophores libres, allongés, sans stroma au dessous, tout comme dans les vrais hyphomycètes. Il y a donc bien retour à la forme originelle ; la forme mélanconiée n'est autre chose qu'un facies motivé par des conditions d'ambiance, facies non fixé d'ailleurs. (*Il genere Marsonia ci presenta dunque come i Glæosporium un tipo uniforme e*

B. — COUPES TRANSVERSALES.

Si les coupes tangentielles sont suffisantes à un observateur familiarisé avec ces sortes d'études pour déterminer la position du thalle à l'intérieur de la membrane épidermique, les coupes transversales n'en sont pas moins indispensables pour se rendre compte de sa situation exacte et de ses variations.

Les coupes transversales (pl. X) peuvent être montées directement dans la glycérine ou l'acide lactique. On voit alors que la plupart du temps les cordons mycéliens sont logés sous la cuticule et que les filaments qui les constituent, pressés les uns contre les autres et par suite souvent déformés, sont fréquemment plus gros au centre qu'à la périphérie. Sauf au voisinage des nervures, ils occupent, comme l'examen des coupes tangentielles nous l'a déjà montré, une position quelconque par rapport aux cellules épidermiques. Certains cordons sont bruns, alors que d'autres plus jeunes sont incolores, ces derniers fréquemment séparés par une substance interstitielle noire qui ne leur appartient pas tout entière en propre, comme le montre l'examen des coupes traitées par l'eau de Javel.

Il est bon en effet de faire agir des réactifs pour mieux se rendre compte des particularités morphologiques de ce mycélium. Il peut se colorer par la Rosazurine, mais la méthode qui nous a donné les meilleurs résultats est la méthode de coloration au rouge congo que nous avons exposée en détail au début de ce travail (1).

La cuticule est ici relativement épaisse ; elle ne se soulève qu'avec beaucoup de difficulté ; une grande résistance se trouve de ce chef opposée à la progression du parasite. On ne voit plus se développer au dessus du mycélium ces ampoules hémisphériques que l'on rencontre si souvent ailleurs, mais de simples dômes à grand rayon qui n'en finissent pas moins par crever parfois, lorsque la force d'accroissement du mycélium est par trop considérable.

C'est sans nul doute pour ces raisons de résistance opposée par la cuticule que le mycélium s'organise en cordons au lieu de vivre à l'état dissocié comme chez tant d'autres types.

quasi primitivo che addantosi alla vita nuova ha subito solo, pe ragioni mercantiche, una riduzione nei conidiofori, riduzione che non è peranco fissata e che può scomparire col cessare nell' ambiente esterno delle cause che l'hanno prodotto... p. 25)

Quoique nous plaçant à des points de vue différents, nous arrivons donc aux mêmes conclusions, à savoir que le *Marsonia Rosae* peut être considéré tout aussi bien comme un hyphomycète à éléments fructifères associés serrés, que comme une mélanconinée vraie.

(1) La coloration se fera directement au début et plus tard après action de l'Eau de Javel.

Ce n'est d'ailleurs pas qu'à peu près immédiatement au dessous de la cuticule qu'on trouve du mycélium.

On sait que chez beaucoup de plantes la membrane externe des cellules épidermiques peut se décomposer en trois couches cellulósiques dont la plus externe recouverte par la cuticule est la plus pauvre en cellulose. Cette couche cuticulaire est en voie de cutinisation jusqu'à la mort même de la cellule ; à la fin de l'évolution de l'organe elle peut par ce fait même faire complètement défaut, la cuticule étant alors plus épaisse.

Le mycélium se trouve habituellement à son début nettement situé au dessous de cette couche cuticulaire. Nous avons représenté un cas typique en 4 (fig. A, pl. X). L'exemple est d'autant plus facile à saisir que la cuticule proprement dite a été rompue par le mycélium (1).

Ce n'est d'ailleurs pas que dans la portion externe de la membrane que le mycélium chemine. On en rencontre aussi entre la couche cellulósique moyenne et la couche interne (A, 1, 2, 3, 4, 5) qui, si la pression exercée sur elle est suffisamment forte, se décolle de façon à circonscrire une poche *p* qu'une simple coupe transversale laisserait facilement prendre pour une cellule fille de la cellule épidermique (fig. A1,2). Il arrive assez fréquemment aussi que la couche cellulósique moyenne, de beaucoup la plus épaisse, soit percée par le mycélium (A5).

Il faut remarquer que, si immédiatement au dessous de la cuticule (fig. 1, 2) ou au dessous de la couche cuticulaire, les filaments mycéliens se groupent en nombre parfois considérable, il n'en est pas souvent de même dans les couches profondes. D'ailleurs, la longueur des filaments mycéliens à l'intérieur de la membrane est toujours beaucoup plus réduite que dans les couches superficielles. Le plus souvent même, les filaments qui progressent dans la masse même des couches cellulósiques ne sont pas autre chose que des ramifications échappées de cordons plus superficiels. Ces rameaux habituellement plus grêles, pas toujours cependant, et toujours moins vivement colorés, parfois complètement hyalins, peuvent être considérés comme des *filaments chercheurs* (fig. 3, pl. IX) fonctionnellement différenciés en vue d'assurer une meilleure nutrition de l'ensemble. Ils finissent en effet par quitter la membrane externe des cellules épidermiques pour descendre le long des cloisons transverses qu'ils quitteront à leur tour pour se loger dans les tissus sous-jacents, cellules palissadiques ou collenchyme suivant les régions, à moins qu'elles ne les percent pour aller se rassembler dans l'épiderme. Cette particularité de développement est représentée par les fig. 9, 10, 11, 12 qui montrent les unes des fila-

(1) Les préparations gagnent à être traitées par le rouge de ruthénium qui se fixe sur toute l'épaisseur de la membrane épidermique moins la cuticule.

ments coupés transversalement, d'autres au contraire très obliquement. Malgré la minceur relative de ces cloisons latérales il arrive, surtout dans les cellules épidermiques supra-collenchymateuses, que plusieurs filaments se logent à la fois à leur intérieur, pouvant même laisser entre eux une cloison de cellulose d'une épaisseur appréciable (fig. A12).

La pénétration transversale de ces cloisons se fait sans doute par les ponctuations cependant fort réduites. Aussi observe-t-on, toujours au début et souvent fort longtemps après, un rétrécissement marqué entre les filaments intramembraneux et le filament qui a pénétré dans la lumière de la cellule (fig. 9, 10, pl. X). Ce rétrécissement est même parfois tellement prononcé que le protoplasme ne trouve qu'une très faible issue pour circuler, ce qui fait que le rameau pénétrant n'est susceptible de d'un accroissement limité. Il se renfle en ampoule ovoïde ou sphérique ressemblant beaucoup aux suçoirs de divers autres champignons (s. fig. A3). Ce ne sont pas de vrais suçoirs, mais des rameaux ordinaires arrêtés dans leur évolution pour des raisons purement physiques (1).

Nous disions au début que la teinte noire des plages malades était surtout occasionnée par la production d'une substance brune localisée dans la partie supérieure des éléments épidermiques.

Il est évident que la coloration propre du mycélium intervient pour sa part, et c'est alors de sa profondeur que dépend le ton de la teinte brune, de même que la plus ou moins grande netteté des arborisations est sous la dépendance directe du mode de progression des tubes mycéliens.

On voit assez souvent le dépôt de matière brune dans l'épiderme précédé d'un cloisonnement de la cellule épidermique, la nouvelle cloison formée s'infléchissant du côté de la cellule externe dans laquelle s'effectue le dépôt (fig. A1). Cela vient bien à l'appui de l'opinion que nous émettions jadis au sujet de la signification physiologique de ces curieuses productions que l'on a considérées à tort comme appartenant à un myxomycète parasite.

Quoiqu'il en soit, la cellule inférieure paraît vivre pendant plus longtemps et bien que nous n'ayons pas réussi à y déceler trace de noyau, cette persistance de la vie ne paraît pas douteuse.

(1) La distinction que nous venons d'établir paraîtra peut-être un peu spéciale, puisque ces éléments plongés au sein du contenu cellulaire jouent certainement un rôle actif dans la nutrition du thalle. Elle n'est cependant pas sans intérêt puisque la formation de ces organes est purement accidentelle et nullement indispensable à l'accroissement du thalle qui peut en être totalement dépourvu. On les trouve parfois dans la partie supérieure de la cellule épidermique, au milieu des ramifications véritables d'ailleurs, mais c'est surtout dans la partie inférieure que la pénétration se fait.

vu la très grande abondance de mycélium qui s'y loge parfois. Il est vrai que peu de rameaux y pénètrent habituellement, mais la pénétration faite, la prolifération du mycélium y est parfois si active que la cellule peut finir par être remplie de filaments pelotonnés sur eux-mêmes (fig. B et B3 *a*, pl. X) à tel point que le décollement des éléments palissadiques sous-jacents peut s'ensuivre.

Il est remarquable de constater que le premier filament qui pénètre a une tendance marquée à ramper le long des parois (fig. B, B2, B3 *b*) Ce mycélium au lieu d'être constitué par des cellules allongées et à parois rectilignes dans leur direction générale se décompose fréquemment en cellules renflées comme le montrent les coupes tangentielles (fig. B).

Le mycélium ainsi logé dans les cellules épidermiques cherche constamment à aller de l'avant (fig. B2 et B4), à passer d'une cellule à l'autre ou à progresser dans le sens vertical pour s'étendre ensuite dans le parenchyme vert.

La progression latérale se fait de deux façons différentes, des branches mycéliennes pouvant s'insinuer entre les cellules contiguës ou pénétrer dans leur lumière par les points de plus faible résistance. Mais ce sont là des phénomènes relativement rares ; la plupart du temps le mycélium se localise dans la cellule épidermique où il a directement pénétré. La plupart du temps même, ce mycélium intra épidermique est représenté par de simples ampoules à allure de suçoirs développées plutôt par percement latéral des cloisons épidermiques verticales (fig. C et B1), par perforation du plancher de ces mêmes cellules. Et encore ces ampoules suçoirs (?) ne sont-elles pas aussi fréquentes que ne semblent l'indiquer nos dessins ; des filaments mycéliens qui pénètrent les cloisons verticales (1) de préférence à leur point de jonction, voient souvent leur développement dans cette direction s'arrêter de bonne heure (fig. C).

Le parenchyme vert peut aussi être envahi par le mycélium. On peut voir des rameaux descendre directement entre les éléments palissadiques en venant des cloisons latérales épidermiques ou au contraire provenant des hyphes intracellulaires. Ce mycélium interne est toujours très peu coloré, souvent même incolore, hyalin, alors qu'à l'intérieur des cellules épidermiques, comme à leur surface d'ailleurs, la couleur brune devient la règle. Le diamètre des hyphes est aussi beaucoup plus fin et la régularité beaucoup plus grande, à tel point que si l'on n'examinait qu'une simple coupe transversale on pourrait être porté à croire à l'existence de deux mycéliums différents.

¹ La pénétration est surtout facile à saisir avec la rozaurine ou le bleu coton lactique. Cette dernière méthode présente l'avantage d'amener un gonflement des membranes favorable à l'observation, mais comme la teinte se fixe plutôt à la périphérie du filament que sur sa membrane propre, la portion pénétrante manque souvent de netteté.

Quoiqu'il en soit, nous le répétons, le mycélium s'étend toujours peu profondément ; souvent même il ne va pas au delà des cellules épidermiques et les fructifications peuvent même se montrer abondamment sans que le thalle se soit écarté de la membrane externe de l'épiderme. Tout paraît dépendre de l'âge de la feuille, les feuilles jeunes ayant des membranes plus facilement pénétrables a priori.

Cette faible pénétration n'empêche pas que la grande extension du mycélium a pour résultat d'amener la chute prématurée des feuilles atteintes, cela d'autant mieux que des organismes divers et notamment le *Cladosporium herbarum* var. *fasciculare* viennent souvent compléter les effets du *Marsonia Rosa*.

E. — PROGRESSION DU MYCÉLIUM.

Nous avons insisté ailleurs sur le mode de progression du mycélium par voie mécanique ou chimique. Il était intéressant de faire des recherches analogues à propos du *Marsonia Rosa*.

Nous avons déjà dit qu'à l'examen direct ou même après action de l'acide lactique à chaud, les filaments bruns étaient réunis entre eux par un ciment noirâtre soluble dans l'Eau de Javel. On peut voir alors, après coloration par le Rouge congo, des restes de la membrane cellulosique, surtout entre certains filaments plus enfoncés et plus gros que les voisins. Il est difficile d'admettre autre chose que la digestion de la membrane, et il est même fort probable que la substance interstitielle brune est constituée par de la cellulose chimiquement transformée. D'ailleurs il arrive que le rasoir détache des plaques mycéliennes de l'épiderme ; l'emplacement de chacun des filaments est alors indiqué par un sillon dont les bords sont souvent plus ou moins colorés en brun. Il faut noter qu'après action de l'Eau de Javel il y a parfois fixation des réactifs de la subérine (ou de la cutine) coloration rouge par la fuchsine ammoniacale disparaissant rapidement par lavage à l'alcool chlorhydrique, légère fixation du soudan, ce qu'il faut interpréter comme un essai de réaction de la part de la membrane de l'hôte.

A droite et à gauche d'un filament ou d'un groupe de filaments se voit presque toujours un espace vide dont il importe de rechercher l'origine. Est-ce la preuve d'une dissolution localisée de la cellulose, ou faut-il y voir le résultat de la pression exercée par le mycélium ?

Il est évident que la cuticule ou plus généralement les couches extérieures au mycélium étant soulevées par lui, un décollement s'est produit, mais ce travail mécanique existe-t-il seul ?

Des coupes transversales successives pratiquées dans la région des extrémités mycéliennes sont seules capables de

nous renseigner. On peut voir alors, en correspondance avec un pseudorhizomorphe, la membrane cellulosique présenter un orifice lenticulaire à petit axe souvent très court (fig. A8, pl. X). Ailleurs se remarquent des espaces de forme analogue, mais simplement indiqués par un aspect granuleux (*b*, fig. A7) ; la composition chimique de la membrane y a été modifiée, car il est possible d'y fixer certains colorants qui dans des conditions déterminées ne réagissent pas sur le reste de la membrane, la Benzoazurine ou le Bleu coton par exemple.

Donc la pointe du mycélium sécrète une substance digestive transformant la membrane cellulaire en une matière capable de se laisser facilement traverser et susceptible probablement aussi d'être plus ou moins complètement absorbée par le champignon. Mais il va sans dire qu'une fois engagé dans le sillon creusé par la pointe, le mycélium agit mécaniquement en agrandissant l'orifice de pénétration, de façon à soulever en dôme les couches externes, en même temps qu'il comprime plus ou moins fortement le plancher sur lequel il repose.

La pénétration verticale se fait de la même façon. Nous en avons représenté quelques exemples dans la fig. E (pl. X) s'appliquant à des filaments mycéliens couchés à la surface du plancher épidermique interne.

Cette pénétration est plus difficile que la progression horizontale au sein des membranes, ce qui motive fréquemment la division des extrémités en rameaux irréguliers, la production de digitations dont les divers éléments travaillent chacun pour leur compte, pour forer un orifice de pénétration dans lequel le mycélium s'engage en provoquant des hernies locales ou des déchirures, selon le degré de résistance de la paroi et la puissance mécanique dont dispose le mycélium.

Ce même mycélium intracellulaire qui éprouve une grande difficulté à reprendre sa place naturelle dans l'épaisseur des membranes, soit dans le sens horizontal, soit dans le sens vertical, arrive également de temps à autre à passer d'une cavité cellulaire dans une autre. Le travail de percement est encore très difficile, ce qui est prouvé encore par la dilatation de la portion de contact, par le rétrécissement de la portion pénétrante, rétrécissement auquel fait habituellement suite d'ailleurs un nouveau renflement lorsque l'obstacle a été traversé.

C'est donc une vie mixte que celle de ce mycélium interne ; il devient intra ou intercellulaire selon les circonstances, la vie intra cellulaire devant être considérée comme une vie occasionnelle.

Mais ce qu'il y a surtout à retenir ici, c'est le côté morphologique de la question. Le mycélium se renfle à côté de l'obstacle à traverser ou à entamer. Lorsque la traversée se fera, un effilement très accusé l'aura favorisée ; lorsque la mem-

branc sera simplement entamée sur les côtés, elle le sera par le développement d'une quantité de digitations, ce qui correspond à une augmentation de surface. Si après cette corrosion il y a pénétration verticale, cette pénétration s'effectuera à l'aide de cordonnets, véritables rameaux différenciés qui se présentent avec un aspect de suçoirs dans les figures représentant le plan épidermique inférieur.

Ce sont donc des raisons plutôt physiques, mécaniques, que chimiques qui déterminent la conformation du thalle. Notamment, le fort diamètre des filaments mycéliens intracellulaires est plutôt la résultante d'une difficulté d'extension que la conséquence d'une abondante et facile nutrition, cela, qu'il s'agisse d'extrémités butant contre un obstacle et se renflant en ampoule, ou de filaments se recourbant autour de la cellule en cherchant le point vulnérable, et se découpant en articles plus ou moins dilatés.

F. — RÉSUMÉ.

Le thalle du *Marsonia Rosæ* peut être entièrement développé dans la membrane épidermique externe ou complété par une portion interne.

Le début du développement se fait au dessous de la couche cuticulaire. Le chemin parcouru ensuite n'est pas rigoureusement défini.

L'arrangement des cellules épidermiques n'influe pas sensiblement sur la morphologie du thalle superficiel.

Il motive cependant la différenciation de palmettes dans les régions nerviennes.

Les filaments mycéliens sont toujours associés en cordons (pseudo-rhizomorphes) de diamètre variable, d'autant plus larges qu'il est plus âgé.

Il y a accroissement terminal et dilatation intercalaire par ramification et juxtaposition de nouveaux filaments. L'accroissement terminal diminue peu à peu au profit de l'accroissement intercalaire.

Les pseudorhizomorphes sont fréquemment accompagnés de filaments chercheurs qui se montrent à tous les niveaux dans l'épaisseur de la membrane.

La pénétration verticale se fait de préférence dans les angles de convergence des cellules épidermiques.

Le thalle peut devenir accidentellement intracellulaire dans l'épiderme.

La portion intracellulaire est fréquemment réduite à des ampoules suçoirs (?) Les cellules épidermiques peuvent cependant être très largement intéressées par le mycélium.

Le mycélium devenu accidentellement intracellulaire devient

difficilement intercellulaire. Cette difficulté détermine fréquemment la production de dilatations prononcées.

Le thalle est brun à l'état adulte ; il est colorable par le rouge congo après action de l'Eau de Javel. Hyalin à l'état jeune, il est difficilement colorable par le Bleu coton, la Benzoazurine, la Rosazurine.

La réaction de l'hôte est limitée à un cloisonnement des cellules épidermiques qui peut d'ailleurs faire défaut. La membrane épidermique peut elle-même réagir directement par imprégnation de cutine (ou subérine).

Les fructifications sont intercalaires, développées sur le parcours des cordons pseudorhizomorphiques.

Les spores sont formées par le bourgeonnement direct ou indirect des cellules constitutives des branches développées par dichotomisations successives tout autour d'un point déterminé du pseudo-rhizomorphe.

Elles apparaissent donc sessiles, développées sur le stroma basal.



CHAPITRE VII

MYCELODERMA CUTICULARIS nov. gen. nov. sp.

(PLANCHES XI et XII, Fig. 1 et 2)

Cette espèce parasite du chêne-liège, a été étudiée sur des échantillons récoltés à l'Ecole d'agriculture de Saint-Pau (Lot-et-Garonne) ; elle paraît fréquente dans tous les bois de la région.

A. — CARACTÈRES EXTÉRIEURS

Les feuilles atteintes montrent sur leur face supérieure des taches d'un brun foncé, de deux à quatre millimètres de diamètre, arrondies, estompées ou aranéiformes, à contours fibrillaires, à peu près toujours isolées si ce n'est le long de la nervure médiane où, plus petites et plus irrégulières qu'ailleurs, on les trouve assez souvent confluentes. Une même feuille peut présenter, chez les rejets de souche où le parasite s'installe de préférence, jusqu'à huit, dix taches et même davantage. Lisses à l'origine, ces taches deviennent peu à peu squameuses en même temps que leur couleur s'affaiblit en se dégradant à partir du centre par suite de l'interposition d'air entre les irrégulières écailles qui se soulèvent progressivement. Mais cette particularité ne se constate bien nettement qu'après la chute de la feuille qui ne s'accomplit d'ailleurs guère plus tôt que dans les conditions normales, c'est-à-dire après la troisième année.

Le champignon cause de ces altérations est remarquable par la constitution de son thalle qui est mixte, partie extérieur, partie interne.

B. — THALLE EXTÉRIEUR

La première phase de la vie du parasite s'accomplit à la surface ; elle est ectophytique.

Si l'on examine des coupes tangentielles de n'importe quelle tache, on est frappé par la présence d'un réseau de gros filaments de couleur très foncée, presque noire (A. pl. XI). A la périphérie, les filaments sont plus ou moins nettement individualisés ; la fig. A. 1 représente l'un d'entre eux avec ses ramifications dont

le diamètre et la teinte s'atténuent à mesure qu'on se rapproche des extrémités. Ces ramifications s'accroissent rapidement en augmentant leur diamètre et fonçant leur couleur, et bientôt se constitue un réseau (A 2) que l'on pourrait croire formé par anastomose à un faible grossissement. (1) Ce réseau s'irrégularise ses mailles se rétrécissent graduellement par suite du développement de nouvelles branches qui peuvent même chevaucher les unes sur les autres ; avec l'âge, les cloisons transverses assez longuement et régulièrement distancées à l'origine se multiplient, découpant les filaments en nombreux articles qui se renflent très souvent, ce qui donne à ces portions de thalle une structure articulaire dont nous avons représenté un exemple par la la fig. A. 3.

Dans un cas comme dans l'autre, on aboutit à la production d'amas stromatiques qui conduisent à la différenciation de conceptacles (pycnides ou spermogonies), à région ostiolaire distincte de bonne heure (A. 4 ; voir aussi coupes transversales B. pl. XII). Il ne nous a malheureusement pas été possible de les observer à l'état de maturité. Ce n'est d'ailleurs que sur des feuilles depuis longtemps tombées que ces productions ont pu être observées ; et il est fort probable qu'elles ne sont pas indispensables au maintien de l'espèce.

Il se différencie de très bonne heure en effet un appareil conidien polymorphe qui paraît organisé de façon à résister victorieusement aux intempéries. Il s'agit de courtes ramifications latérales en ampoules (comparables aux ampoules conidigènes du *Cycloconium aleoginum*), encore plus foncées en couleur, plus épaisses dans leur membrane que la portion végétative du filament. Ces ampoules dont la longueur n'excède guère le diamètre (8 à 10 μ en moyenne), un peu rétrécies à leur base, supportent des spores très foncées aussi, souvent simples, ovoïdes, mais assez souvent aussi pourvues d'une ou plusieurs cloisons. Typiquement non rétrécies au niveau des cloisons, il arrive aussi qu'elles soient fortement étranglées à ce niveau, au point de présenter une constitution en chaînette ou en chapelet

(1) Vivant d'une vie libre comme les Fumagine, ce mycélium n'est à aucun moment orienté. Il semble d'ailleurs que la situation franchement superficielle du thalle doive le rendre indépendant de l'architecture du substratum. C'est là cependant une déduction à priori qui peut parfois ne pas correspondre à la réalité des faits. Nous ferons connaître ultérieurement l'organisation d'un *sphaerella* parasite des feuilles de Pin chez lequel les filaments mycéliens, bien que superficiels pendant une première phase de la vie du parasite, n'en manifestent pas moins une tendance très prononcée à cheminer dans les légères dépressions canaliculaires qui séparent les cellules épidermiques. Il n'y a donc, soit dit en passant, rien d'étonnant à ce que pareille influence se fasse sentir chez les types subcuticulaires, avec d'ailleurs une aggravation que motive la pression nécessairement exercée par la lame cuticulaire externe.

(Note ajoutée pendant l'impression).

dont le nombre des articles peut être relativement grand (A 15). L'article terminal peut en outre s'allonger : il est alors de couleur plus claire et il y a tout lieu de croire que cet allongement peut continuer directement, sans isolement. Tout nous porte à penser qu'il s'agit dans ce cas de kystes dont la séparation n'est pas forcément immédiate. Cette opinion est d'autant plus justifiée qu'on peut voir la branche mère présenter localement un ou plusieurs articles de même nature desquels partiront aussi de nouveaux rameaux d'abord plus clairs. (A 1.)

Si nous ajoutons que les ampoules peuvent à leur tour faire défaut, être remplacées par de véritables conidiophores qui ne seront pas autrement distincts de l'ensemble végétatif que grâce à leur différenciation terminale, nous aurons suffisamment montré cette polymorphie de l'appareil reproducteur qui nous fait rapprocher cette espèce des végétations cladosporioides ou fumagoïdes sans pouvoir l'assimiler à aucun des types connus.

C. — THALLE INTERNE

1. — *Coupes transversales.* Les coupes transversales ne montrent très habituellement du mycélium que dans l'épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques (pl. XII), à part bien entendu des fragments du thalle brun noir superficiel dont il vient d'être question (s. fig. A 10).

Comme le montrent nettement nos dessins, la membrane épidermique se trouve clivée par suite du développement du thalle. Les réactifs de la cutine, le soudan par exemple, montrent que ce clivage a lieu dans l'épaisseur de la cuticule et non entre la cuticule et la portion cellulosique sous-jacente comme c'est le cas si fréquent dans nombre des maladies cryptogamiques qui font l'objet de ce travail. (1). Il est toujours possible de retrouver au-dessus du thalle, quel que soit son âge, la lame cuticulaire externe qui a même conservé la disposition architecturale d'avant l'invasion, c'est-à-dire que les piliers verticaux restent toujours plus ou moins nettement distincts.

Tantôt le thalle est localisé ; la portion externe de la cuticule se trouve alors soulevée en dôme à flèche dépendant nécessairement de son épaisseur (voir notamment fig. A. 5 et 6). Tantôt au

(1) A l'état adulte, la majeure partie de la membrane épidermique externe du chêne liège est cutinisée. Sous l'action des réactifs de la cutine il ne reste d'incolore qu'une très mince lamelle cellulosique *co* (B. fig. 1).

Dans le jeune âge au contraire, la portion cellulosique est beaucoup plus épaisse (A. fig. 1). Avec le temps, la cutinisation gagne vers l'intérieur, de façon à ne laisser intacte qu'une lamelle interne. La couche cellulosique de la fig. A comprend dès lors deux strates d'inégale épaisseur, la plus externe se transformant progressivement en cuticule. Et conséquemment la cuticule comprend elle-même deux strates.

Ces deux strates sont elles-mêmes subdivisées ; la plus extérieure ou *cuti-*

contraire il est très étendu en surface, une douzaine de cellules épidermiques et même davantage pouvant être recouvertes.

Au début, le mycélium est toujours distribué sur un seul plan, mais avec l'âge de véritables amas stromatiques en arrivent à se constituer, stromas qui n'arrivent jamais à crever la cuticule dans la feuille vivante. Ce n'est que tard, sur la feuille tombée, que cette rupture en arrive à se produire (A, 2) par suite d'un accroissement de la masse, ce qui nous montre déjà que la vie du champignon continue après la mort du substratum, que la vie saprophytique succède à la vie parasitaire. L'accroissement peut d'ailleurs continuer après l'exposition à l'air et la fig. B. 2 montre précisément un jeune conceptacle supraépidermique en relation évidente avec le stroma cuticulaire.

Il s'agit bien là d'une véritable stromatisation ; les éléments *cute vraie* notamment laisse distinguer une lame supérieure qui paraît jouer un rôle dans la progression du parasite (voir plus loin).

C'est entre les deux strates cuticulaires (*cuticule* et *couche cuticulaire*) que le mycélium se développe. On pourrait conclure que son installation est précoce, qu'elle s'effectue avant la différenciation cutineuse de la couche interne. L'observation ne vient cependant jamais confirmer cette hypothèse. Cette situation est donc motivée par d'autres causes parmi lesquelles la facilité de clivage paraît la plus importante. Des raisons d'ordre chimique peuvent d'ailleurs intervenir ; c'est ce qui permettrait de supposer l'élection des réactifs des composés pectiques et la fixation du réactif de Schiff sur la moitié inférieure seulement.

La cutinisation est d'autant plus prononcée que le thalle est plus âgé. Il n'est cependant pas rare de voir le soudan ne se fixer que très légèrement et très irrégulièrement au dessus du mycélium. La réaction devient même à peu près nulle par places. D'autre part, le même phénomène se constate aussi du côté inférieur. Or, dès son jeune âge, la lame externe est franchement cutinisée. Il faut donc admettre que le mycélium opère une décutinisation externe. Mais si cela est, y a-t-il lieu de se refuser à admettre la même possibilité chimique du côté interne.

Il est en outre remarquable de constater que précisément dans les régions où la membrane inférieure au mycélium ne réagit que très faiblement vis à vis des réactifs de la cutine, on voit souvent une vive coloration rouge se manifester à la limite R de la couche cuticulaire, Cu2 (fig. C) et de la couche cellulosique sous-jacente, ce, sous l'action de la phloroglucine. C'est le premier indice de réaction (voir plus loin).

Il y aurait alors du côté inférieur comme du côté supérieur une *décutinisation* par le mycélium et ensuite une *ligification réactionnelle*.

Ajoutons que du côté extérieur, dans les régions où le soudan ne teint plus, se fixent les colorants des composés pectiques.

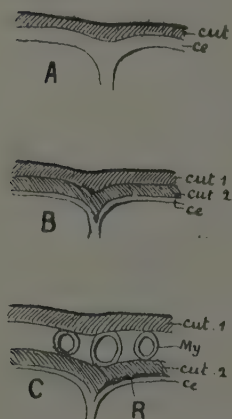


FIG. 1. Portions épidermiques supérieures de feuilles de chêne - liège - A et B, saines C, parasitée, ce, portion cellulosique de la membrane, cut. 1 et 2, portions cutinisées, my, mycélium, R, zone de ligification réactionnelle.

mycéliens, d'autant plus foncés en couleur que la masse totale en est plus volumineuse, sont associés à un pseudoparenchyme à éléments polyédriques par pression réciproque (A 11). Ajoutons que bien souvent, et cela d'autant plus nettement que la masse totale en est plus importante, ces éléments de pseudoparenchyme sont empilés dans le sens vertical, ainsi que le montre notamment la fig. A 12.

Cette même disposition stromatique se remarque d'ailleurs également sur les lames mycéliennes simples dont les divers éléments peuvent arriver aux dimensions des cellules épidermiques du support, cela du moins dans les régions correspondant aux nervures (A 10). Si la cellule épidermique est par trop grande cependant, les éléments mycéliens se multiplient, mais de préférence dans le sens vertical, de façon que sous chacun des dômes cuticulaires limités par les piliers latéraux se trouve un ensemble dont la constitution témoigne déjà de l'influence architecturale du substratum. La fig. A 9 montre peut-être mieux encore que ce sont les piliers verticaux qui règlent cette disposition.

Remarquons en passant que dans le dessin la hauteur de ces piliers est trop grande par rapport à l'espace compris entre les deux lames cuticulaires, dans la région occupée par les sections mycéliennes. Il faut en conclure que le décollement est plus difficile en face des cloisons et que dans ce cas un étirement vertical a été la conséquence d'un trop brusque décollement intercalaire.

Revenons maintenant aux dômes de soulèvement localisés. On voit que la dimension des éléments mycéliens est maximum au milieu du dôme, qu'elle décroît sur les côtés, de façon à ce que tout l'espace lenticulaire puisse être rempli par le thalle. Ces différences s'atténuent avec l'âge, ce qui témoigne d'un grossissement subséquent des éléments du pourtour qui, au moins au début, se contentent de profiler du chemin creusé par ceux du centre. Que l'on examine d'ailleurs la fig. A7, et l'on verra une très grosse section mycélienne de couleur foncée, avec autour d'elle quelques autres filaments de couleur claire encore distincts les uns des autres et non moulés sur le substratum, ainsi que cela se constate toujours dans les portions anciennes. Le soulèvement ne doit-il pas être considéré comme effectué par le gros filament axial, les suivants se développant dans l'espace désormais libre grâce à la facilité de clivage de la cuticule. Il est vrai qu'ailleurs (fig. A. 4) le soulèvement est manifestement provoqué par une association de filaments tous de même diamètre ou à peu près ; nous nous expliquerons ces particularités par l'examen de nouvelles coupes tangentielles.

Nous avons laissé entrevoir que le mycélium n'était pas tou-

jours brun. Il est en effet incolore dans le jeune âge (1) et d'autant plus foncé que les lames ou amas stromatiques sont plus anciens. Nos fig. A 8, A 5 et 6 (b) montrent précisément des groupes de filaments hyalins. Il s'agit bien d'un mycélium jeune, puisqu'avec un peu d'attention on arrive très souvent à trouver ce même faciès sur le pourtour de lames stromatiques très foncées (voir A 9 et 10).

Si les filaments clairs formant par leur réunion les ensembles dont nous venons de parler ne sont jamais associés en pseudo-parenchyme, on peut aussi de temps à autre rencontrer des filaments isolés de très petit diamètre, souvent arrondis quand ils se trouvent situés dans les dépressions interépidermiques (A 2), mais souvent aussi aplatis dans le sens tangentiel (A 3) surtout lorsqu'ils surmontent les dômes épidermiques. Dans un cas comme dans l'autre, le clivage cuticulaire est facile à saisir, ce qui témoigne de la facilité d'expansion mécanique de notre espèce.

Ajoutons enfin que de petits orifices irréguliers apparaissent aussi parfois, creusés dans l'épaisseur de la membrane épidermique, mais tout près de la surface cette fois, au-delà de la ligne de clivage (A 1). Des coupes sériées montrent que c'est là le début de la pénétration du mycélium qui n'arrive pas brusquement, verticalement, dans la région d'*extension médiocuticulaire*. La situation plus superficielle est cependant de courte durée ; ce n'est que tout à fait exceptionnellement que l'on peut voir des filaments adultes, bruns, sous la fine lamelle cuticulaire externe. (2)

Il nous faut donc admettre que le mycélium progresse quelque temps à son début par voie chimique, par corrosion, jusqu'à ce qu'il ait atteint la région clivable, après quoi la progression se fera par voie mécanique à peu près exclusivement. Des coupes sériées permettent d'ailleurs de suivre, à une distance de plusieurs cellules des extrémités mycéliennes parfois, le dédoublement cuticulaire qui permet ce mode de vie.

Faisons remarquer en outre que la teinte grisâtre observée au centre des vieilles taches est la résultante de ce décollement grâce auquel de l'air se trouve emprisonné entre les deux strates cuticulaires ; de même l'aspect plus ou moins rugueux de ces mêmes taches est la résultante de la rupture de la lame cuticulaire externe sous l'effet de la poussée stromatique sous-jacente.

2. — *Coupes tangentielles*. Les coupes transversales viennent de nous montrer un mycélium intracuticulaire à éléments bientôt polyédriques par pression réciproque, d'un diamètre variable, mais en général relativement très grand. Or, les coupes

(1) Le rouge de ruthénium employé directement sur des coupes non traitées par l'Eau de Javel, se fixe sur ce mycélium incolore du début.

(2) *Epicuticule* de Gécneau de Lamarlière (*Rev. Bot.* 1906).

tangentielles que nous avons tout d'abord examinées nous avaient montré des filaments bruns tous de même diamètre ou presque, notablement plus petits que la majorité de ceux qu'abrite la cuticule. En outre, de temps à autre, les coupes transversales montrent de pareilles productions à l'extérieur (s fig. A 10). D'autre part, le frottement au pinceau mouillé ou même au doigt enlève le mycélium brun déjà décrit, ainsi qu'en témoigne l'examen comparé des coupes tangentielles pratiquées dans la région intacte. En outre, les coupes transversales que l'on doit nécessairement faire pour la vérification se montrent intactes dans la région frottée : on ne peut donc pas admettre, comme on aurait pu le supposer au premier abord, que le frottement a enlevé la cuticule soulevée et avec elle le mycélium sous-jacent. *Le mycélium brun est donc incontestablement ectophyte.*

Toujours présent, ce mycélium brun attire tout d'abord à lui seul l'attention. Néanmoins, si les coupes sont suffisamment fines, si de plus elles sont convenablement éclaircies, soit par l'acide lactique, soit même par l'acide azotique (1) on voit de suite un deuxième plan mycélien au-dessous du réseau brun foncé fig. AG, pl. XI ce deuxième plan étant recouvert par une mince lame que l'on peut, pour plus de netteté, colorer avec le soudan par exemple.

Nous avons dans la fig. B représenté l'ensemble d'une très jeune tache montrant cette superposition de deux plans mycéliens, l'un extérieur, l'autre interne (2). La superposition existe encore en B 2, alors que dans la fig. B 3 la portion superficielle a été entièrement enlevée.

Ces figures dessinées à un très faible grossissement montrent les dispositions les plus fréquentes du thalle cuticulaire.

L'ensemble de la tache peut n'apparaître constitué que par une série de glomérules plus foncés au centre et distincts les uns des autres (B 2) : ailleurs une orientation rayonnante devient manifeste, la périphérie de la tache étant habituellement occupée par un stroma très foncé sur l'extrême pourtour (B3). Tous les intermédiaires existent d'ailleurs et la fig. B1 en montre précisément un, puisque des glomérules existent sur un côté alors que du côté opposé se remarque une bordure généralisée comme en B2.

Mais ce n'est pas à un faible grossissement qu'on peut se rendre compte de la morphologie exacte du thalle, pour la bonne raison qu'il est incolore, flavescent au début, la teinte

1 Ces deux éclaircissants doivent être employés avec ménagement pour ne pas déplacer le mycélium brun. L'acide azotique présente en outre l'inconvénient d'altérer le mycélium jeune ou tout au moins de le décolorer totalement, ce qui le rend dès lors très difficile à voir.

(2) Le réseau brun supérieur a même ébauché un conceptacle central.

foncée n'apparaissant que peu à peu. Les faibles grossissements ne montrent distinctement que les parties colorées ; on peut, il est vrai, employer la Rozazurine ou le Bleu coton lactique qui teignent le contenu (non la membrane) des jeunes filaments, mais on ne pourrait, même à l'aide de cet artifices, que se faire une idée d'ensemble sur l'organisation du thalle.

A un fort grossissement, les glomérules se résolvent en disques ou plus exactement en lentilles stromatiques ; ils se montrent constitués par des éléments mycéliens empilés en séries plus ou moins rayonnantes (C 1, pl. XI) d'autant plus clairs que l'on s'éloigne davantage du centre où l'on remarque toujours une superposition plus ou moins prononcée. La périphérie est souvent, mais non toujours, formée de filaments isolés, indépendants les uns des autres (C2). C'est pourquoi sur les coupes transversales nous avons trouvé si fréquemment des sections claires à la périphérie des amas stromatiques foncés (fig. A9 et 10, pl. XII).

Cette différenciation périphérique est loin d'être la règle ; il arrive que jusqu'à leur extrême sommet les filaments associés en pseudoparenchyme soient très bruns ; les cloisons transversales sont alors très rapprochées et habituellement les derniers éléments sont alors pourvus de digitations qui témoignent de la lenteur de progression du thalle. Ces digitations se retrouvent d'ailleurs bien souvent plus en arrière et dans un plan supérieur, comme l'indique notre dessin ; l'extension en surface se complique d'un développement en hauteur qui aboutit à la constitution des amas stromatiques notés sur les coupes transversales.

La stromatisation est bien souvent maximum à la périphérie des taches ainsi que le montrent les fig. d'ensemble B 1 et 3 ; elle peut même aller si loin que la cuticule se trouve rompue, auquel cas les éléments de bordure pourront désormais évoluer de façon à donner des filaments bruns identiques à ceux dont il a tout d'abord été question. C'est ce que l'on voit sur la figure C 3 qui n'est que l'amplification d'une portion de B 3. On remarquera que de la même masse de pseudoparenchyme partent des filaments mycéliens libres, peu colorés, que l'on peut parfois suivre sur un très long parcours (C 4). Il faut noter dès maintenant que ces filaments peuvent voir leur direction réglée par l'architecture épidermique C 5, mais cette subordination est loin d'être la règle. Elle n'en est pas moins intéressante, d'autant plus que de temps à autre, après un parcours plus ou moins long dans les dépressions interépidermiques, un filament donné peut s'engager sur les dômes cellulaires et y former des palmettes dont l'amplitude et la forme sont réglées par l'étendue et la conformation même du substratum (C 9, 10 et 11).

La même influence physique se retrouve d'ailleurs bien sou-

vent avec la disposition rayonnante dont nous avons déjà parlé à propos de la fig. B 3 dessinée à un très faible grossissement. Sur les vieilles taches, le thalle forme une lame sous-cuticulaire quasi continue, simplement plus épaisse en certains points. Or, si l'on suit pas à pas la progression du thalle, on voit que la lame est d'abord disjointe en bandes rayonnantes sur les bords desquelles des filaments engagés sur les dômes épidermiques s'y ramifient à intervalles très rapprochés, de façon à constituer des ensembles qui paraissent bien résulter d'une difficulté d'extension (C 8). Peu à peu la résistance sera vaincue, les dômes de soulèvement élémentaires se rejoindront ; de nouvelles poussées pourront alors se faire jour, les cloisons transverses se multiplieront, un pseudoparenchyme en arrivera à se constituer et il deviendra désormais difficile de se rendre compte de ces arrêts momentanés d'expansion superficielle.

Si l'on examine la constitution de ces bras rayonnants sur des taches de plus en plus âgées, on voit que les palmettes ou masses thallines plus ou moins coralloïdes n'apparaissent que sur les côtés ; les extrémités sont, au contraire, terminées par des filaments clairs et réguliers qui se prolongent vers le centre de la tache par des files relativement régulières d'éléments pseudoparenchymateux. A mesure que les taches avancent en âge, les filaments terminaux sont progressivement remplacés par des articles courts de plus en plus épais, les derniers se terminant fréquemment par des digitations, ainsi qu'on le constate si souvent sur le pourtour des disques ou glomérules. Finalement, ce sont les extrémités qui sont les plus foncées en couleur, en même temps que les plus épaisses. Il nous faut donc admettre que l'extension superficielle du thalle est limitée, qu'après avoir pris possession d'une surface donnée, les lames radiales s'étendent latéralement de manière à tendre à se rejoindre, en même temps que la stromatisation progresse du dehors en dedans. Le développement centrifuge au début est maintenant devenu centripète. Le même phénomène de renversement se produit avec les amas discoïdes dont il a été question.

Au lieu d'une disposition rayonnante de ces glomérules ou disques, on a parfois une disposition en réseau que l'on peut facilement faire dériver de la précédente.

L'ensemble de la tache âgée est dans ce cas occupé par une trame pseudoparenchymateuse irrégulièrement noueuse, à mailles tortueuses de diamètre et de forme extrêmement variées. Les fig. C 6 et 7 permettent d'en suivre le développement.

Des masses stromatiques d'abord isolées se réunissent par des filaments irréguliers qui progressivement s'épaississent, multiplient leurs cloisons et prennent finalement une disposition en chaînettes ou chapelets simples ou multiples. Cet état de choses peut persister ou au contraire faire place à un remplissage des

vides qui peuvent être, au début, bien plus grands que ne l'indiquent nos dessins.

Il apparaît donc, dans ce cas du moins, qu'une surface donnée de thalle dérive de plusieurs points de pénétration.

3. — *Relation du mycélium interne avec le mycélium superficiel. Pénétration.*

Malgré la multiplicité des coupes transversales, il nous a été impossible de saisir la relation certaine, évidente, des deux mycéliums interne et externe. Sur les coupes tangentielles par contre, on peut voir de temps à autre de petites masses coralloïdes en continuité avec le thalle ectophyle brun foncé (A. 7). De ces masses qui pourront rester abortives s'échapperont à un moment donné des filaments plus ou moins déliés susceptibles de proliférer à certains moments pour donner naissance à de nouvelles masses coralloïdes ou palmelloïdes. Ces dernières, à leur tour, pourront s'étendre par prolifération lente, à l'aide de digitations, comme d'ailleurs la masse initiale, ou donner au contraire de nouveaux filaments d'extension. Tout dépendra des facilités de clivage de la cuticule. La constitution irrégulièrement réticulée ou même la formation de glomérules liés les uns aux autres peut dériver de ce processus.

Nous avons vu quelquefois des dilatations terminales (A 8) ou intercalaires (A 9) alors inférieures au mycélium brun ; il est infiniment probable que c'est là le début du percement de la cuticule conduisant à la constitution immédiate d'un amas coralloïde du type A 7. Mais nous avons vu aussi, en nous aidant de la coloration de la cuticule pour mieux suivre les divers plans, de fins prolongements sous-cuticulaires dérivant du mycélium brun superficiel (A 6). Ces premiers filaments internes dont la fig. A 3 nous montre probablement le début nous paraissent correspondre à ce que nous avons déjà noté à propos de la fig. A 1 (pl. XII, coupes transversales). L'examen par déplacement lent du plan optique ne saurait cependant avoir la précision suffisante pour nous permettre d'affirmer que la situation du début est toujours dans ce cas supérieure à la région normale de clivage.

D. — MYCÉLIUM PROFOND

Dans la plupart des cas, le thalle ne quitte pas la situation sous-cuticulaire. De temps à autre cependant, et cela de préférence dans les régions à épais stroma on peut observer (A 13 pl. XII), un commencement de décollement des cellules épidermiques dans le sens vertical. Les choses en restent souvent là, mais il arrive aussi, *sur les feuilles tombées exclusivement*, que des ramifications en arrivent à s'insinuer entre les cellules et gagner la profondeur du mésophylle (C, pl. XI). Jamais, néanmoins, ce thalle interne qui peut, il est vrai, atteindre le tissu lacuneux, ne nous a paru prendre un grand développement. Cela

ne veut pas dire qu'avec le temps les feuilles mortes ne puissent être sérieusement envahies dans leur parenchyme. Le fait est d'autant plus possible que l'état d'immaturité des pycnides nous donne la preuve que le développement du champignon continue très longtemps après la chute de la feuille.

E. — ACTION SUR LES TISSUS.

Les taches envahies par le parasite sont, nous l'avons dit au début, d'une teinte brune très accentuée, noire même. Les coupes transversales montrent que cette teinte brune est due à la fois au mycélium lui-même et à son action corrodante sur la membrane au sein de laquelle il se développe, ainsi qu'à son action osmotique sur le contenu des cellules qui finissent par mourir en brunissant dans leur contenant et dans leur contenu. Non seulement la membrane des filaments mycéliens brunit de bonne heure, mais il reste toujours autour d'eux une irrégulière gaine d'une substance brune, résultat de l'action chimique exercée sur le substratum. Quant aux cellules épidermiques et aux cellules sous-jacentes mortes, à membrane jaunie, leur contenu est très foncé en couleur. Amorphe ou vaguement réticulé dans le tissu palissadique, il a une grande tendance à se résoudre à l'état globulaire dans l'épiderme, le premier intéressé.

Ce sont là les premiers effets visibles de l'action parasitaire du champignon. Mais la réaction opposée par les tissus de la feuille à l'envahissement par le thalle du parasite contribue aussi pour sa part au développement de ces productions intracellulaires qui, on le voit une fois encore, n'ont rien à faire avec le prétendu *Pseudocommis*. Ces productions sont le simple résultat de la mort progressive du contenu cellulaire sous l'effet d'une déshydratation provoquée à la fois par le mycélium qui agit directement par absorption et indirectement par rupture de la cuirasse cuticulaire modératrice de la transpiration, et par la formation d'un liège de défense qui rend impossible la récupération de l'eau perdue par le protoplasme.

Bien souvent cependant, on ne voit pas se former un liège véritable, la plante ne réagissant que par un simple cloisonnement transverse de la première palissade (fig. D, pl. XII). Très fréquemment même la réaction méragogue est absolument nulle.

Mais si la réaction morphologique est très réduite, il n'en est pas de même de la réaction chimique. La plante manifeste une tendance très prononcée à lignifier ses membranes cellulaires dans les régions malades ; cette lignification peut intéresser toute l'étendue du mésophylle.

L'absence ou tout au moins le peu d'importance de la réaction morphologique paraissent en relation avec les moyens normaux de défense contre une déperdition d'eau exagérée.

Les feuilles du chêne-liège sont, en effet, naturellement pro-

tégées contre les excès de transpiration non pas seulement par une épaisse cuticule comme tous les xérophytes, mais aussi par une lignification partielle de la membrane épidermique interne (fig. 2). La teinte rouge produite par la phloroglucine dans la portion moyenne de la membrane, sur toute l'étendue du mésophylle, mais avec une particulière netteté au niveau des nervures, peut même gagner les membranes verticales et de là la cuticule, mais le fait est loin d'être général.

Sur la face inférieure, au contraire, la membrane épidermique libre est régulièrement lignifiée, quoique plus faiblement peut-être, tout comme la membrane épidermique interne.

La base des poils présente le même phénomène. Enfin, sur les grosses nervures, le collenchyme supérieur et surtout l'inférieur sont de même normalement lignifiés.

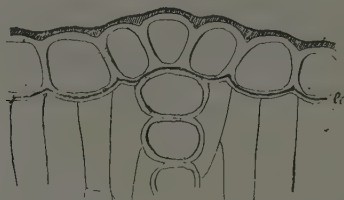


FIG. 2. — Coupe transversale d'une feuille de Chêne-liège.
li, zone lignifiée dans la membrane épidermique interne.

Ajoutons que dans les régions malades, la lignification s'accroît même du côté inférieur non directement intéressé : *il y a hyperlignification épidermique et collenchymateuse*. Cette hyperlignification est également saisissable dans le périedème et notamment dans les éléments cristalligènes à épaississement localisé (suivant le processus ailleurs étudié par Vuillemin — voir Belzung : *Anatomie et physiologie*, page 147).

RÉSUMÉ

Le thalle du *Myceloderma cuticularis* présente cette particularité remarquable d'être partie ectophyte, partie entophyte (1)

(1) A ce point de vue notre champignon peut être comparé aux parasites du Piétin des céréales (*Leptosphaeria herpotrichoides* de Nol. et *ophiobolus graminis*, Sacc.).

On sait en effet d'après les recherches de Mangin sur le Piétin, in *Bull. soc. mycol.* t. XV) que dans ces deux espèces le thalle est d'abord constitué par un mycélium brun distribué à la surface des organes, le mycélium interne incolore n'apparaissant que tardivement.

Comme dans notre espèce d'ailleurs, le mycélium superficiel produit des conidies : *Dictyosporium* (*opacum* ?) pour *Leptosphaeria*, *Coniosporium* (*rhizophilum* ? pour *Ophiobolus*). Dans le *Leptosphaeria*, des conceptacles (*périthèces*) peuvent en outre se différencier aux dépens du mycélium ectophyte.

La première phase du développement est ectophytique, mais le thalle entophyte peut par place émettre accidentellement des ramifications ectophytes.

La portion interne est nettement intracuticulaire. La progression se fait par voie mécanique, grâce au clivage facile de la cuticule ; la corrosion ne se constate nettement qu'au début du développement.

Le thalle intracuticulaire peut accidentellement se prolonger dans l'épaisseur du mésophylle. Ce mycélium profond apparaît après la mort de la feuille, la vie saprophytique continuant la vie parasitaire. (1).

Quels que soient l'âge et la situation du thalle, il n'est jamais colorable par la Benzoazurine ou le bleu coton. A défaut de coloration de la membrane, ce dernier réactif peut néanmoins être d'un grand secours par suite de sa fixation sur le contenu cellulaire ; la rosazurine peut, il est vrai, lui être substituée avec avantage.

Le thalle sous-cuticulaire manifeste une grande tendance à la stromatisation. Il se présente sous trois facies principaux réunis par de nombreux intermédiaires : lentilles ou disques astéri-formes ou aranéiformes, réseau noueux, lame à structure rayonnante.

L'accroissement des taches est limité ; le thalle s'étend d'abord en surface, mais à partir d'un certain moment la stromatisation progresse, quant à l'ensemble, de la périphérie au centre.

La progression se fait rapidement par des filaments indépendants, ou lentement par des digitations terminales. Ces différences sont sous la dépendance de la plus ou moins grande facilité de clivage de la cuticule.

L'architecture épidermique peut retentir momentanément sur la constitution de ces ensembles mycéliens ; les filaments indépendants sont aussi de temps à autre sous la dépendance de l'arrangement des cellules de l'hôte, appelés qu'ils sont à cheminer dans les dépressions.

DIAGNOSE

MYCELODERMA nov. gen.

Thalle ectophyte et entophyte. Mycélium superficiel en réseau ; filaments bruns, gros, raides, à membrane épaisse. Mycélium profond logé dans l'épaisseur de la membrane épidermique.

(1) La vie superficielle est nécessairement saprophytique jusqu'au moment de la pénétration, de telle sorte que le développement de cette espèce passe par trois phases : 1° saprophytisme ; 2° parasitisme ; 3° saprophytisme encore. Même en ne tenant compte que des deux premières nous pourrions dire qu'il s'agit d'un hémiparasite.

Fructifications de deux sortes : conidies brunes, ovoïdes simples ou allongées septées, insérées latéralement sur des ampoules supports ; Pycnides (ou spermogonies) en bouclier, ostiolées.

MYCELODERMA CUTICULARIS nov. sp.

Mycélium superficiel de 6 μ de diamètre moyen, ampoules conidigènes de 6 à 8 μ de longueur, rétrécies à leur base (diamètre à la base, 5 μ , 6 à 7 au sommet) Spores simples de 8 à 10 μ de longueur sur 6 à 7 de diamètre, assez fréquemment uni ou biseptées, pouvant alors atteindre une longueur de 13 μ , non rétrécies au niveau des cloisons. Kystes en chapelets à 2-6 articles arrondis de 6 à 9 μ de diamètre. Pycnides (?) en bouclier de 40 μ de diamètre sur 25 μ de hauteur.

Espèce maculicole. Sur feuilles de chêne-liège (*Quercus suber* f. *occidentalis*) dans les bois du Lot-et-Garonne.



CHAPITRE VIII

FUSICLADIUM PRUNI (sp. v. var. nov.)

(PLANCHES XIII et XIV)

Les observations touchant le développement de ce parasite ont été faites sur des fruits presque mûrs du *Prunus domestica*, variété d'Ente (1), récoltés dans le Lot-et-Garonne en septembre 1905. (On sait que cette variété est cultivée en grand dans cette région, notamment dans l'arrondissement de Villeneuve sur Lot, d'où elle est exportée après séchage à l'étuve).

A. — CARACTÈRES EXTÉRIEURS.

Même sur les pruneaux secs, les dégâts du parasite sont très visibles. On voit à leur surface des plages parfois raboteuses, écailleuses même, plages irrégulières ou plus souvent arrondies, tranchant bien par leur teinte grise sur le fond brun noir de l'ensemble du fruit. La peau est dans ces régions très épaisse, la pulpe y reste très adhérente ; elle y est plus consistante ; les tissus ne s'affaissent pas, ne se rident pas comme ailleurs. Ce sont là des défauts dont il y a lieu de tenir compte ; la « tare » (c'est le nom usuel de l'altération) dépréciant la marchandise au point de vue commercial.

Avant la dessiccation artificielle du fruit, la tare est aussi facile à reconnaître ; on distingue aisément à la surface de la prune des taches arrondies, à contours à peu près nets, de 4 à 6 ^m/_m de diamètre habituellement, de couleur olivâtre, tranchant assez bien par conséquent sur le fond violet clair du fruit en voie de maturation. Ces taches d'abord isolées deviennent assez fréquemment confluentes et par suite irrégulières ; elles sont recouvertes d'un fin velouté qui disparaît au frottement des doigts, à la façon de la pruine du restant du fruit. C'est là ce qu'on

(1) Plus connue sous le nom de *Robe sergent* ou *Prune d'Agen*.

(2) Lorsque les plages sont restées lisses, le pourtour en est indiqué par une ligne de dépression analogue à celle que nous noterons autour des plages de lavelure sur les pommes en voie de bletissement (à la condition bien entendu qu la dessiccation du fruit n'ait pas été trop accentuée). Plus tard, au moment du fleurage (exosmose et concrétion superficielle des sucres) cette bordure déprimée sera aussi très aisément reconnaissable grâce à l'efflorescence sucrée, blanchâtre, qui sera plus accusée dans cette région.

observe le plus habituellement, mais on rencontre aussi au moment de la récolte des taches à surface raboteuse au lieu de simplement veloutée, indice d'altérations plus anciennes et plus pénétrantes que dans le cas précédent.

L'importance commerciale de ces altérations qui au point de vue biologique paraissent en somme peu graves est telle qu'il y avait lieu d'en faire l'objet d'une étude sérieuse. Le problème était d'autant plus intéressant que personne jusqu'ici ne nous paraît l'avoir abordé. Nous n'exposerons ici que le côté morphologique de ces recherches, le seul qui cadre avec l'objet de ce travail.

Le thalle de ce parasite est en effet du même type que celui des autres espèces décrites dans ce mémoire. Il est et reste toujours scus cuticulaire.

B. — COUPES TRANSVERSALES.

Le fruit du prunier est recouvert d'un épiderme à cellules aplaties dans le sens tangentiel, épiderme à membranes épaisses comme d'ailleurs toutes les cellules périphériques du parenchyme de la pulpe dans la variété d'ente. La membrane épidermique libre surtout se présente avec une épaisseur relativement très grande. Elle est divisée en deux strates d'égale épaisseur ou à peu près : une couche interne cellulosique, régulièrement infléchie au niveau des épaisses cloisons verticales (1), une cuticule externe à surface assez régulièrement horizontale (fig. 1 pl. XIII).

C'est immédiatement au dessus de la portion cellulosique que se trouve développé le thalle du parasite (fig. 2), thalle constitué par une ou au maximum deux ou trois assises de cellules.

A ne considérer que ce stade du développement on en pourrait conclure que le thalle se développe entre la couche cellulosique et une mince membrane cuticulaire. Mais la coupe comparative d'une portion saine (fig. 1) nous a montré une cuticule extrêmement épaisse, bien mise en évidence par le soudan. Il devient donc utile de suivre pas à pas le développement du thalle, développement qui nous paraît dès maintenant corrélatif d'un amincissement de la portion cutinisée.

La figure 3 montre précisément le thalle à son début ; on voit que les filaments mycéliens ont une section aplatie dans le sens tangentiel ; quoique de diamètre différent, ils appuient tous sur la couche cellulosique ; leur agrandissement se fait uniquement du côté externe et conséquemment la cuticule qu'ils ont creusée chacun pour leur propre compte se trouve plus ou moins amincie en face d'eux. Cet amincissement va progressant avec l'expansion radiale de chaque filament et à un moment donné, comme l'expansion tangentielle s'est produite parallèlement, il en résulte que la cuticule n'est plus représentée que par une

(1) Parfois beaucoup plus que ne l'indique le dessin.

légère pellicule externe prolongée vers l'intérieur par des piliers d'épaisseur variable qui de bonne heure se trouvent séparés de la couche sous-jacente par suite de la corrosion progressive de leur base (fig. 4.)

Il y a donc corrosion individuelle d'abord, puis corrosion collective à partir de la base. Mais, comme nous le verrons sur les coupes tangentielles, le mycélium se ramifie de bonne heure, de façon à constituer des lames denses ; il en résulte que la corrosion devient de très bonne heure collective. C'est ce que montre la fig. 5 où la cuticule mince en certains points, encore très épaisse sur d'autres, se montre partout comme déchiquetée, digérée qu'elle est par le mycélium sous-jacent.

Un autre fait est mis en évidence sur la fig. 5. C'est que la lame mycélienne simple au-dessus de la lumière des cellules tend à multiplier ses assises au fond des dépressions qui correspondent aux cloisons épidermiques verticales. C'est ce que montre plus clairement encore la fig. 6 où le thalle est d'ailleurs peut-être plus compact dans son ensemble.

A ne considérer que cette figure 6 qui est d'ailleurs dessinée à un grossissement relativement faible, il semble que le mycélium n'exerce par en dessous qu'une simple action mécanique, qu'il n'agisse que par pression sur les cellules épidermiques, lesquelles s'aplatissent, s'écrasent peu à peu. Qu'on regarde d'ailleurs à un fort grossissement l'une de ces portions thaliennes complantes et l'on pourra voir, au moins au début, que les filaments mycéliens s'appliquent simplement sur la membrane sous-jacente qu'ils tendent à refouler vers l'intérieur (fig. 7). C'est ce qui peut se passer en effet, mais une certaine corrosion peut néanmoins s'observer, cela du moins dans les angles de convergence des cellules épidermiques. Dans les coupes qui passent par un plan voisin de ce point, voisin par suite du fond de ces mêmes cellules, on trouvera des preuves manifestes de cette corrosion verticale (fig. 8 et 9) la surface entamée étant maximum suivant le plan d'accolement. Il est même curieux de constater, bien que cela découle de ce que nous venons de dire, que cette corrosion est plutôt la résultante d'un développement de branches développées à la partie inférieure d'un thalle primitif, que d'un accroissement direct des filaments originels (fig. 10).

Il nous faut ajouter et cela résulte encore de l'examen de la fig. 10 qu'il ne s'agit habituellement pas là d'une corrosion rigoureusement verticale, mais plutôt oblique. C'est ce que l'on voit d'ailleurs plus nettement peut-être encore sur la fig. 11 qui semble montrer une accumulation de mycélium à l'intérieur même de la cellule épidermique alors qu'il reste constamment en dehors, en provoquant, il est vrai, la dislocation des deux éléments voisins. Cette dislocation et l'obliquité de marche sont

néanmoins telles que suivant un plan vertical le thalle peut comprendre deux couches séparées par une portion de l'hôte. Une pareille séparation peut se produire dans le thalle dont les filaments sont simplement dispersés au sein de la cuticule (fig. 12). Cela tient tout simplement à l'irrégularité de corrosion de cette portion membraneuse par des filaments de vigueur et peut-être aussi d'âge différents.

C. — COUPES TANGENTIELLES

Sur les plages les plus petites, de récente formation, la méthode de coloration à la Benzoazurine donne de bons résultats ; plus tard, elle sera défctueuse. Le thalle se montre alors avec l'une ou l'autre des deux constitutions représentées fig. 1 et fig. 2. Il est formé par une agglomération de filaments mycéliens extrêmement ramifiés ne laissant entr'eux ou leurs ramifications que des vides très réduits (fig. 1) ou même à peu près nuls (fig. 2). Quoique tendant à cheminer chacun isolément, ces filaments en arrivent de temps à autre à chevaucher (fig. 3), et par suite à se développer localement dans au moins deux plans différents.

Tandis que chez la plupart des champignons étudiés dans ce mémoire, le développement du thalle comporte deux phases au moins, une *phase d'exploration* ou de *prise de possession* et une *phase de remplissage*, il arrive souvent ici que la progression se fasse en bloc. La ramification est si précoce et il y a dans le développement des filaments mères et de leurs branches un tel parallélisme de développement que même à la périphérie des taches on trouve souvent le thalle constitué par une lame mycélienne continue (fig. 4).

Un fait devient dès maintenant saillant ; il le devenait déjà par l'examen des coupes transversales ; c'est que la constitution du thalle ne dépend nullement de l'architecture épidermique, cela précisément parce que le mycélium, de subcuticulaire qu'il est ailleurs, est ici manifestement intracuticulaire.

Néanmoins les dépressions existant dans la couche cellulosique au niveau des épaisses cloisons épidermiques verticales interviennent pour inviter le mycélium à se développer en paquets de comblement de ces régions. C'est ce qui explique pourquoi sur les coupes tangentielles on voit, lorsque le thalle est bien constitué, une bande sombre plus ou moins irrégulière correspondre avec les cloisons épidermiques (fig. 2). On serait alors à la deuxième phase de l'évolution du thalle.

Par le simple déplacement du plan optique au moyen du maniement de la vis micrométrique, il est facile de se rendre compte de la légère pénétration verticale en ces régions. Nous avons précisément représenté fig. 2 bis le plan immédiatement inférieur au plan général du thalle. Les cloisons épidermiques paraissent bien percées par les filaments mycéliens qui pénètrent dans les angles et provoquent comme une sorte de clivage des

membranes. Il se produit là à la fois une action physique en même temps qu'une action chimique indiquée par la fixation du Bleu coton qui ne colore pas les membranes saines. Il ne s'agit donc pas d'un simple comblement du fossé séparatif des cellules épidermiques ; les coupes transversales (fig. 8, 9, 10 11) nous ont d'ailleurs montré une corrosion, limitée il est vrai, qui aboutit à l'agrandissement de la dépression intercellulaire dans laquelle le thalle s'accumule au fur et à mesure.

Le déplacement progressif du plan optique permet naturellement de relier les sections de filaments qui sur la figure 2 bis paraissent engagés au sein des membranes verticales avec le mycélium rampant à leur surface. Sur le plan superficiel d'ailleurs, les ramifications verticales se projettent suivant des cercles foncés et estompés à cause de leur situation inférieure. C'est en partie à cause de cela que le contour des cellules épidermiques se dessine suivant l'aspect de la figure 2. Mais l'action chimique de filaments verticaux sur les membranes, transformation qui, nous venons de le voir, assure la fixation du colorant, est la cause déterminante principale du phénomène. C'est donc sur des thalles encore plus jeunes que l'on verra avec le plus de netteté le lien entre le mycélium superficiel et la portion pénétrante. Il sera alors plus facile de s'assurer que si bien souvent les filaments pénétrants sont constitués par le simple recourbement des ramifications d'abord développées en surface, il n'est pas rare de voir se développer d'autres ramifications directement et entièrement verticales, entièrement pénétrantes dans tous les cas, ce qui constitue la vérification de ce que les coupes transversales (fig. 10) nous ont déjà montré.

Il ne s'agit pas là d'ailleurs que d'une pénétration verticale par recourbement terminal ou par plongée de courtes ramifications. Il arrive souvent que les rameaux mycéliens ainsi formés s'étendent horizontalement tout comme le reste du thalle d'où ils dérivent (fig. 2, B). On en arrive ainsi à l'obtention d'un lâche et irrégulier réseau mycélien, à la constitution d'une portion thallienne qui, cette fois, est manifestement liée à l'architecture du substratum.

Ce réseau mycélien inférieur est irrégulier parce que l'extension horizontale est toujours limitée, cette progression ne se faisant que par voie chimique, que d'ailleurs les rameaux horizontaux sont fréquemment arrêtés par des tronçons verticaux.

Le fait n'en est pas moins intéressant à signaler. Et c'est précisément à cause de cette irrégularité que la teinte foncée dont nous avons parlé à propos de la fig. 2 est très irrégulière. Cela tient encore à ce fait que les filaments enfoncés dans l'épaisseur de la cloison épidermique verticale ne sont que très rarement lisses. Ils développent habituellement sur les côtés une quantité de petits mamelons qui, en augmentant la surface de contact, facilitent la corrosion du substratum (fig. 2 B et C).

Les observations que nous venons de rapporter ont été faites sur des préparations colorées à la Benzoazurine ou au Bleu coton, le premier mode représentant l'avantage d'une plus grande clarté résultant de la transparence des tissus de la feuille. Nous avons déjà dit que la méthode de la Benzoazurine ne pouvait être avantageusement employée qu'au début, qu'elle devenait plus tard défectueuse. Peu à peu en effet, l'élection du colorant devient nulle, ce pendant que les filaments mycéliens d'abord incolores, hyalins, passent progressivement à la teinte olivâtre. Lorsque cette teinte se sera produite, la Benzoazurine ne se fixera plus du tout, et il en sera de même du Bleu coton. Mais ce dernier réactif se fixera pendant un temps notablement plus long que le premier. Dès que la plus légère coloration apparaît sur les filaments mycéliens, toute fixation de la Benzoazurine devient quoiqu'on fasse impossible ; mais le Bleu coton lactique se fixera encore quelque temps, au moins à la périphérie. Avant son action, on remarque à l'intérieur de chacun des articles mycéliens, à ce stade très raccourcis et conséquemment beaucoup plus nombreux, une ou deux gouttelettes d'aspect huileux paraissant d'un brun olivâtre très clair par suite probablement de la teinte de la membrane d'enveloppe ; le réactif n'exerce aucune action sur elles. Tout autour se voit un protoplasme granuleux sur lequel la teinte propre du Bleu coton se fixe encore assez énergiquement (10 B). Vient ensuite la membrane brune à l'extérieur et pourvue à l'intérieur, du côté du protoplasme, d'un revêtement clair restant incolore malgré le réactif. A l'extérieur de la membrane, accolé à elle, se révèle aussi de temps à autre, de préférence sur le pourtour des extrémités des ramifications, un étroit liséré également teint en bleu (1) (10 A).

Mais ce liséré disparaît bientôt en même temps que se réduit la portion interne colorable. Un mince filet bleu reste encore visible à l'intérieur de la couche périphérique incolore ou à peine jaunâtre, mais lui aussi finit par disparaître ; toute la masse du filament prend peu à peu l'aspect des gouttelettes dont nous parlions tout à l'heure et alors aucune matière colorante n'a plus de prise (fig. 10 A). En même temps que la membrane du filament mycélien se différencie, son contenu paraît également se différencier. Ce n'est cependant peut-être là qu'une illusion, car au fur et à mesure que cette différenciation membraneuse s'accroît, les parois du filament perdent leur

(1) Ce liséré sur lequel nous aurions pu insister plus haut est extrêmement net à la périphérie des filaments jeunes, hyalins, qui fixent la Benzoazurine. Sous l'action du Bleu coton il apparaît très finement frangé, plus vivement coloré que la membrane propre du filament mycélien. Il ne lui appartient pas en propre ; il correspond simplement à la portion du substratum que le filament est en train de corroder (fig. 1 bis). Son épaisseur diminue avec l'âge des filaments.

transparence et sans doute aussi leur perméabilité. C'est peut-être là la véritable cause de la non fixation du Bleu coton.

Les filaments mycéliens ainsi brunis doivent donc à partir de ce moment être étudiés sur des coupes traitées d'une façon différente. La simple ébullition dans l'acide lactique est la méthode qui nous a donné les meilleurs résultats. L'acide azotique que nous avons maintes fois employé dans des circonstances analogues, et notamment chez le *Marsonia Rosæ*, est ici d'une action trop violente. Sous l'action prolongée de l'acide lactique les tissus de l'hôte se décolorent beaucoup ; ils deviennent d'un jaune clair et la teinte foncée du mycélium permet d'en bien saisir les contours.

Ce mycélium brun paraît bien souvent tellement différent de l'ensemble du thalle végétatif qui se colorait par la Benzoazurine ou le Bleu coton qu'on serait tenté au premier abord de le regarder comme appartenant à un autre espèce. Nous avons déjà vu que les articles en étaient beaucoup plus nombreux, beaucoup plus courts par conséquent (fig. 10). Ce qui n'empêche pas la constitution de filaments ramifiés dont les branches s'écartent rapidement (fig. 6), ou bien cheminent à côté du filament mère, de façon à constituer des cordons tout à fait typiques (fig. 5). Pas plus que précédemment il n'y a de relation entre le mode d'agencement des éléments épidermiques et le sens de cheminement des éléments mycéliens. Peu à peu d'ailleurs, ces ensembles bruns deviennent très complexes (fig. 7 et 8) et il apparaît encore plus évident que leur forme générale est indépendante de celle du substratum.

Souvent, comme dans la fig. 7, il est possible de distinguer au milieu de ces irrégulières branches mycéliennes des filaments plus gros, plus réguliers, plus colorés en brun et situés dans un plan légèrement supérieur aux précédents, mais cette distinction devient ailleurs difficile, d'autant mieux que ce thalle bruni se montre alors constitué par une série d'articles irréguliers qui ne laissent que difficilement voir leur dérivation des filaments primitifs. — Quelle est la signification du mycélium brun ? Il faut remarquer tout d'abord qu'on le trouve au centre des taches ; il manque à l'extrême périphérie. Sur le pourtour, tout le mycélium est et peut rester jusqu'à la fin colorable en bleu, mais à une faible distance du bord on peut voir du mycélium bleu entre les cordons bruns. On passe progressivement, quoiqu'irrégulièrement, de l'un à l'autre, du mycélium incolore au mycélium brun, des filaments cylindriques aux chapelets. C'est ce que montre la fig. 8 choisie dans les parties plus claires ; on ne trouve qu'exceptionnellement des portions thalliennes aussi nettes (1).

(1) Par contre le passage du mycélium incolore au mycélium brun, de la structure filamenteuse à la structure articulaire peut être encore plus gradué ; on peut l'observer sur des lames quasi-continues du type de la fig. 2, conformées comme dans le *Cycloconium*.

Le mycélium est en réalité constitué par une série d'arbuscules rayonnants qui se ramifient très abondamment au point de laisser cette ramification impossible à saisir dans presque toutes les coupes.

Il est curieux de remarquer que les ramifications peuvent être à un moment donné plus touffues à la périphérie que vers le centre des taches. On a en somme de véritables arbres pourvus de cîmes assez bien différenciées.

La constitution de la cîme ne s'accomplit pas régulièrement; la ramification n'est pas progressive; elle tend plutôt à s'étager. C'est ce que montre clairement la fig. 8 bis *a* qui montre deux verticilles nets entre lesquels une seule ramification est née; elle pourrait faire défaut. C'est un pareil entre-nœud que représente la fig. 10 dont nous avons parlé plus haut.

À regarder de près ces verticilles, on peut se rendre compte qu'il y a là plutôt une dichotomisation qu'autre chose. C'est ce qui ressort plus nettement encore de l'examen des bouquets de filaments incolores de la périphérie, dont un a été isolé et représenté par la fig. 8 bis.

D'ailleurs l'examen attentif des fig. 1 et 2, de la fig. 4 même, montre bien la réalité de cette dichotomisation qui est cependant bien loin de constituer une règle absolue. Sauf aux extrémités, les ramifications latérales sont même plus abondantes que les dichotomisations.

C'est qu'en effet, le mycélium n'en restera pas au stade représenté par la fig. 8; les intervalles restés libres se rempliront à peu près complètement. Ces vides sont irréguliers; ne serait-ce que pour ce motif, il en résultera une grande irrégularisation des rameaux de remplissage. Il ne faut donc pas s'étonner de l'aspect des fig. 6 et 7; elles représentent, la fig. 7 du moins, des portions de thalle au dernier stade de leur évolution.

Que conclure de ces observations?

À considérer la plupart des taches il semble que la progression du thalle se fasse en bloc, que les deux phases classiques de prise de possession et de remplissage ne puissent se distinguer. Nous voyons maintenant qu'il n'en est rien. La progression en bloc ne se fait qu'après que le thalle a pris un certain développement. Il s'est développé d'abord une quantité d'arbuscules; ce sont les filaments des cîmes qui progressent en bloc. À partir de ce moment, le développement sera simultanément terminal et intercalaire, alors que dans tous les autres types étudiés l'accroissement terminal s'annulait pour ainsi dire au profit de l'accroissement intercalaire.

Au début, les tissus de l'hôte étaient tendres, la cutinisation très imparfaite; le mycélium qui cherche avant tout, pour mieux se nourrir, à explorer de grandes surfaces, donnait des ramifications lâches; les filaments s'uniront plus tard. Le

chemin étant beaucoup plus difficile à creuser, lorsqu'une ramification apparaîtra en un point, d'autres ramifications tendront à se développer à côté de façon à profiter du travail effectué par la première, ce champignon, comme tous les êtres, se conformant à la loi du moindre effort. C'est là la raison d'être de la constitution des verticilles et probablement aussi de la dichotomisation des extrémités.

Les filaments jeunes sont cylindriques, leurs cloisons rares ; plus tard les cloisons sont très rapprochées, les articles se renflent ; il est plus facile au filament de s'accroître lui-même que de se ramifier, ce qui motiverait le creusement désormais difficile d'un nouveau chemin. Des ramifications arriveront néanmoins à se développer, mais elles seront alors très irrégulières et dans leur diamètre et dans leur direction (fig. 6) ; elles se contourneront dans tous les sens de façon à en arriver finalement à la constitution de plaques mycéliennes au sein desquelles il sera très difficile, sinon impossible, de distinguer les filaments les uns des autres, de distinguer à plus forte raison les ramifications du filament mère (fig. 7).

Il convient d'ajouter que la constitution des plaques stromatiques ne passe pas toujours par les phases que nous venons d'indiquer.

Lorsque l'invasion se produit de très bonne heure, avant même la différenciation morphologique complète de l'épiderme — ce qui est indiqué par l'actif cloisonnement des premiers éléments (fig. 9 bis) — le mycélium se présente tout d'abord sous l'aspect représenté fig. 9. Il est très ramifié en même temps que très variqueux et l'on conçoit que par le développement de ramifications nouvelles on en arrive plus facilement à la constitution de lames mycéliennes telles que celle qui est représentée fig. 7.

Cet état de chose ne persistera d'ailleurs pas longtemps ; ce mycélium toruleux fera progressivement place au mycélium franchement arbusculaire, l'évolution du fruit dans son ensemble et conséquemment la différenciation définitive de son épiderme se poursuivant avec une grande rapidité.

Quant au brunissement, il est la conséquence de ces renflements qui, se faisant plutôt latéralement et extérieurement par suite de la corrosion progressive de la cuticule, en arrivent à ne plus être séparés de l'air libre que par une très légère membrane. Or, c'est de ce facile contact avec l'air que dépend la coloration ; beaucoup de champignons partie aériens, partie internes, modifiant dans ce même sens les membranes libres de contact avec l'atmosphère.

Le brunissement corrélatif d'une augmentation de diamètre du filament et d'une augmentation d'épaisseur de la membrane

est en même temps corrélatif d'une accumulation de matières de réserve indiquée par les gouttelettes dont nous avons parlé plus haut.

Il s'agit en somme d'une sorte d'enkystement ou plus exactement d'un emmagasinement de matières nutritives au profit de l'appareil sporifère.

La plupart du temps en effet, les conidiophores sortent du mycélium brun. Ils peuvent néanmoins se développer aux dépens du mycélium partiellement ou entièrement colorable par le Bleu coton. Mais ils sont toujours beaucoup plus rares en pareil cas.

L'observation de leur développement n'en est pas moins intéressante pour cela ; car elle nous fournit la preuve indiscutable de l'influence de l'air sur le brunissement.

Les fig. 15 c pl. XIII, montrent de pareils filaments incolores ayant supporté des conidiophores qui ont été rompus à leur point d'insertion. Tout autour se voit un estompage brun qui peu à peu s'étendra le long du filament et pourra même gagner les filaments voisins. Il s'agit bien là de régions exposées à l'air, les conidiophores ne se montrant que sous l'effet d'une corrosion locale de la cuticule, corrosion qui peut néanmoins être aidée d'éclatement lorsque plusieurs conidiophores en arrivent à se développer en des points voisins et que le mycélium support a auparavant grossi au point de réduire la cuticule à une très fine lamelle.

Les coupes transversales (fig. 16, A, pl. XIII) montrent ces conidiophores rétrécis à leur base et les coupes tangentielles permettent de s'assurer qu'ils naissent isolément sur les articles des chapelets bruns (fig. 15, A, B, C pl. XIII). Ils sont donc à développement intercalaire. Ils naissent de préférence aux nœuds mycéliens, sans doute parce qu'en ces régions les matières de réserve sont particulièrement abondantes, mais ils se développent tout aussi bien aux dépens des cellules quelconques des filaments.

En dehors de toute autre observation, le rétrécissement basitaire et l'isolement de ces fructifications suffiraient pour nous porter à penser que leur sortie se fait bien grâce à la digestion locale de l'obstacle cuticulaire. C'est bien ce qui se passe en effet (fig. 13). C'est là un développement comparable à celui des fructifications du *Cycloconium*, la différence observée tenant simplement à des différences dans l'épaisseur de la cuticule à traverser. Cette épaisseur étant grande chez l'olivier, le travail chimique se poursuit seul et un orifice circulaire indique la situation de chaque conidiophore. Ici le trou de sortie est difficile à voir ; il est irrégulier, parce que l'amincissement de la cuticule

est progressif et quasi général au lieu d'être étroitement localisé et qu'alors, bien que le travail chimique soit encore le plus important, la minceur du reste de la cuticule est finalement telle qu'il y a tout de même production d'une certaine déchirure difficile à percevoir.

D. — FRUCTIFICATIONS.

Étudions maintenant les fructifications pour essayer d'éclaircir un point important de systématique.

Ces conidiophores, venons-nous de dire, sont nettement étranglés à leur base (fig. 16A pl. XIII). Vient ensuite une dilatation au dessus de laquelle se montre une cloison transverse suivant laquelle la rupture se produit aisément sous l'effet de l'ébullition dans l'acide lactique (fig. 15 A). C'est là une particularité voisine de celle que nous avons observée chez le *Cycloconium* ; mais ce premier article s'allonge en même temps que le second après leur séparation par la cloison qui finalement se trouvera beaucoup plus éloignée du thalle.

Cette cloison peut rester seule ou être complétée par une deuxième ; le conidiophore est donc bi ou tricellulaire, bicellulaire le plus souvent. Les fig. 16 B et C (pl. XIII) dessinées à des grossissements différents nous dispensent d'entrer dans de grands développements au sujet de l'évolution de ces conidiophores. Réguliers ou plus ou moins genouillés suivant que l'évolution en a été continue ou discontinue, ils sont destinés à développer chacun plusieurs spores successives, ressemblant ainsi aux conidiophores du *Fusicladium pyrinum* sur lesquels nous insisterons longuement.

Comme chez ces derniers, l'emplacement des spores sera après leur chute indiqué par un léger bouton noir qui se trouvera déjeté par suite de la nouvelle poussée.

Quant aux spores, elles sont cylindro-fusoïdes, multiques ou mucronées, avec la base d'insertion rétrécie et plane, ordinairement simples, plus rarement divisées en deux par une cloison, intermédiaires en somme entre celles du *Fusicladium pyrinum* et du *Fusicladium dendriticum*.

Aucune espèce de *Fusicladium* n'est décrite sur notre Prunier. Sur le genre *Prunier* deux espèces ont cependant été décrites : *Fusicladium cerasi* (Rabenh.) Sacc (1), et *Fusicladium obducens* Pat. (2) et l'on pourrait penser que notre parasite appartient à

(1) SACCARDO, *Sylloge fungorum*, t. IV, p. 346. Est synonyme d'*Acrosporium Cerasi* Rabenhorst (in Al Braun (Ueber einige new krankheiten der Pflanzen, etc.).

(2) Patouillard et de Lagerheim (Champignons de l'Equateur, in Bull. soc. mycol 1893, p. 161-162.)

l'une ou l'autre de ces deux espèces. On serait même porté à éliminer de prime abord la deuxième espèce qui n'a été observée que sur les feuilles du *Prunus salicifolia* dans des régions plus chaudes que la nôtre.

La simple description des altérations justifierait d'ailleurs ce mode de faire. L'espèce est, d'après l'auteur lui-même, bien distincte par ses taches couvrant toute la feuille d'un enduit noirâtre(en note). Les taches sont d'ailleurs décrites dans la diagnose comme larges et à pourtour dendritique (*Epiphyllum late obducens*, *nigro olivescens*, *ambitu dendriticum*, etc.) ce qui n'est pas notre cas. De plus ses longs conidiophores groupés, en faisceaux et ses spores également volumineuses et très généralement bi-cellulaires (*hyphis fertilibus erectis, caespitosis, olivaceis*, 40-80 $\mu \times 8-10$, 1-2 septatis etc... *conidis 1 septatis, rarius continuis* 20-22 \times 8) éloignent encore cette espèce de la nôtre.

Reste la deuxième, *Fusicladium Cerasi*. Nous n'avons pas pu nous procurer des échantillons qui auraient facilité la comparaison, mais la description des taches concorde avec les nôtres (*Effusum griseo bruneum velutinum*.. in Saccardo). Aussi avons-nous tout d'abord pensé avoir affaire à cette espèce, d'autant mieux que les plantes supports sont en somme voisines. Mais l'observation attentive des fructifications est venue modifier notre manière de voir et nous faire considérer le parasite comme une espèce ou tout au moins une variété nouvelle. Conidiophores et conidies sont ainsi décrits par Saccardo : *hyphis brevibus, simplicibus, basi 1 septatis, apice subdenticulatis*, 16-18 $\mu \times 3-4$. *Conidis fuscoideo oblongis, basi vel utrinque subapiculatis, intus granulosi*, 20-25 $\mu \times 4-4.5$, *chlorino-hyalinis*. C'est tout à fait ce que nous observons sur le Prunier, les dimensions mises à part. Les très nombreuses mensurations effectuées nous donnent les résultats suivants : *Conidiophores* 25-42 $\mu \times 3.5$ à 4.5. *Conidies* 14 à 18 $\mu \times 3.5$ à 5. Ces différences sont vraiment telles qu'il ne nous paraît pas possible d'identifier les deux types. Nous hésitons toutefois à créer une espèce nouvelle en nous basant uniquement sur des différences quantitatives.

La forme du Cerisier connue depuis 1854 (1) et la forme nouvelle du prunier appartiendraient à la même espèce. Il serait alors logique de donner à cette espèce le nom spécifique de *Pruni* tiré du genre *Prunus* qui englobe Cerisier et Prunier, la forme du cerisier prenant alors le rang de variété : *Fusicladium Pruni* β *Cerasi* (2).

(1) AL BRAUN, op. cit.

(2). Nous continuerons, jusqu'à plus ample informé, à classer ces parasites dans le groupe provisoire des hyphomycètes, bien que la forme du cerisier soit regardée par Aderhold* comme le stade conidien d'une sphériacée (*Venturia*

* Die Fusicladien unserer obstbäume (*Landwirtschaftliche Jahrbücher* 1900).

É. — ACTION SUR LES TISSUS (pl. XIII).

Nous avons déjà fait remarquer au début de cette note que les taches malades lisses à l'origine, devenaient progressivement raboteuses. C'est là une conséquence de la réaction opposée au parasite par la plante support.

La plante cherche à se protéger plutôt contre l'excès de transpiration résultant de la destruction progressive de la cuirasse cuticulaire, que contre son envahissement par le parasite. Elle y arrive en différenciant du liège qui amène la mort par dessiccation des couches extérieures et par suite leur desquamation au moins partielle. Ce sont les premières assises du parenchyme de la pulpe qui redeviennent actives et se cloisonnent pour donner naissance au nouveau tissu. La première assise devient parfois génératrice (fig. 14 B) mais il arrive souvent aussi que le cloisonnement débute à la seconde ou même à la troisième couche. Le cloisonnement s'effectue souvent uniquement dans le sens tangentiel (fig. 14 A), mais il est très fréquemment aussi précédé d'un cloisonnement vertical plus ou moins complet (fig. 14 B). On en arrive dans un cas comme dans l'autre à la production d'un tissu dont les éléments à parois minces et flexueuses, empilés les uns sur les autres, subérifient énergiquement leurs membranes, comme le montre la réaction du Soudan. Ce liège est tantôt homogène (fig. A), tantôt hétérogène (fig. B), c'est-à-dire que dans le premier cas, l'amincissement des cellules mères est tel qu'on ne les distingue plus des cellules filles, alors que dans le deuxième, les cellules de la pulpe se cloisonnent après un amincissement qui reste toujours assez peu prononcé pour permettre de les reconnaître en tous temps. Les membranes primitivement très épaisses des cellules mères se reconnaissent à leur teinte nacrée, d'autant mieux qu'elles restent dans ce cas au moins partiellement incolores, dans le milieu de leur épaisseur, après l'action du réactif colorant. Tout dépend de l'intensité d'action du parasite et de la vitalité propre des tissus, vitalité qui est sous l'étroite dépendance de l'âge, comme premier facteur. La plante court au plus pressé. La meilleure preuve, c'est qu'avant de cloisonner les éléments de la pulpe, avant de former une barrière morphologique, elle tend à subérifier son épiderme ou même l'assise sous-jacente dans la portion interne de la membrane (fig. 2). Grâce à ce premier abri d'ailleurs, la cuticule en grande partie absente se trouvant fonctionnellement remplacée dans son rôle modérateur du dégagement de l'eau, les cellules plus profondes peuvent conserver assez de vitalité pour réagir d'une façon plus effective.

cerasi sp. nov.). En dehors de toute autre considération, la preuve du lien génétique entre les deux formes reproductrices ne peut être fournie que par des expériences d'inoculation que l'auteur n'a pas réussies: « *Künstliche Infektionen habe ich mit diesem Pilze bisher nicht ausgeführt* », loc. cit. p. 549.

Ce n'est même pas qu'à l'intérieur des cellules épidermiques que cette première tentative de réaction par subérification se manifeste. A la fin de la végétation, on peut constater dans certains cas — pas toujours — que le soudan se fixe sur le pourtour interne des filaments mycéliens accolés à la membrane cellulosique ou partiellement engagés dans la masse, fait plus rare. La membrane épidermique se modifie donc du côté libre, de façon à limiter les mauvais effets résultant de la disparition quasi complète de la cuticule.

La subérification n'est pas le seul travail chimique qui se produise. La réaction se complique toujours de lignification et c'est même par l'imprégnation de lignine que cette réaction débute toujours, en dehors tout au moins de la membrane externe dans laquelle vit le mycélium.

Le liège lui-même est lignifié dans sa lamelle moyenne. Mais ce liège manque parfois ; il n'apparaît d'ailleurs que sur le tard.

Avant que ce liège ne se montre, les éléments superficiels se lignifient ; la réaction de la phloroglucine chlorhydrique le montre très nettement par la teinte d'un rouge vif qu'elle produit surtout dans la deuxième et troisième assise sous-épidermiques, dans la plupart des cas.

Débutant par la lamelle moyenne, cette teinte rouge s'étend peu à peu sur les côtés, de façon à intéresser la membrane dans toute son épaisseur, ou presque.

Plus profondément, et souvent jusqu'à la 6^e ou 7^e assise, cette lignification se constate aussi, mais elle devient de moins en moins prononcée à mesure que l'on s'enfonce dans les tissus. La teinte rouge finit par ne plus apparaître que suivant une simple ligne rouge axiale ; cette ligne finit elle-même par disparaître, la réaction ne se faisant plus qu'aux angles, après quoi elle devient nulle (fig. 14 c pl. XIII).

L'épiderme peut lui aussi lignifier sa membrane, surtout du côté interne. Il est alors curieux de remarquer que cette lignification débute, non plus suivant la lame moyenne, mais beaucoup plus près du cytoplasme. Ce même processus se constate d'ailleurs fréquemment à l'extérieur de la première assise sous-épidermique et on peut de même l'observer parfois du côté externe, jusqu'au dessus du dôme épidermique.

C'est là un fait singulier, au moins en apparence. Il n'est pas en réalité aussi extraordinaire qu'il paraît l'être au premier abord.

L'épiderme et les premières assises sous-jacentes participent de la structure collenchymateuse. Les acides forts (chlorhydrique et sulfurique) permettent de voir la stratification de cette membrane qui montre alors trois lames, une lame médiane représentant la cloison première et à droite et à gauche la strate

d'épaississement. C'est à la limite des deux (1) que la lignification débute dans ce dernier cas pour se diriger de là vers le cytoplasme.

Cela paraît tenir à la rapidité de réaction qui plus lente ensuite débutera par la lamelle moyenne, par le milieu de l'épaisseur de la membrane première.

Cette lignification nous apparaît comme le résultat d'une dessiccation des cellules. Il est évident que l'épiderme est exposé à se dessécher plus rapidement que les éléments sous-jacents. Plus la lignification qui correspond à une diminution de perméabilité sera rapprochée du contenu cytoplasmique, et plus la réaction sera efficace. Mais cette première imperméabilisation diminue d'autant les chances de dessiccation des éléments plus profonds. Il sera donc tout naturel de voir cette même modification chimique se produire plus en dehors dans ce dernier cas.

Cette lignification est un phénomène chimique qui se produit sur des éléments vivants. La vitalité cellulaire disparaît trop rapidement dans les éléments superficiels pour qu'elle puisse être profonde. Plus à l'intérieur au contraire, grâce à l'abri formé par les premières cellules, cette vitalité se conservera au point de permettre à la transformation chimique d'être plus complète.

Grâce à la lignification, les cellules pourront rester vivantes, et leur évolution pourra continuer et même reprendre de plus belle, de façon à conduire à la différenciation d'une digne de liège (2).

Il y a en outre un fait remarquable à constater dans l'épaisseur même de la membrane dans laquelle circule le thalle.

La réaction subéreuse (ou cutineuse) se constate dans cette membrane même, au-dessous des filaments mycéliens. N'est-il

(1) A la limite de la couche tertiaire et de la couche secondaire de Dippel *Die anwendung des polarisirten Lichtes in der Pflanzenhistologie in Zeitschr. f. wiss. mikr.* 1884).

(2) Il n'est pas inutile de faire remarquer que la réaction (morphologique ou chimique) demande nécessairement un certain temps. Le mycélium progresse plus activement que la digne. Cette digne empêcherait l'extension du parasite si elle pouvait se compléter (liège) assez tôt et se raccorder avec la cuticule, ce qui entraînerait nécessairement la mort des éléments extérieurs à elle; mais on observe les mêmes particularités que celles dont il sera question à propos de la pomme (voir pl. XXIV). Il reste toujours une région périphérique non fermée qui permet au thalle de poursuivre sa marche. Cela étant, comme la dislocation (et même la digestion) de la cuticule est la première conséquence de la vie du parasite, il est facile de s'expliquer que la raison d'être du sillon périphérique de dépression dont il a été question au début. Ainsi que nous le verrons à propos de la Tavelure des pommes, la région périphérique d'expansion thallenne correspond à une région de maximum transpiratoire. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que le fleurage y soit également maximum. Quant au non affaissement des laches, ou plutôt à leur affaissement en bloc, sans rides, à la suite de l'élevage, cela tient simplement à ce fait que la barrière de réaction (liège) est plus efficace que la digne cuticulaire des régions indemnes.

pas curieux de voir la cutine se déposer du côté interne du thalle, alors qu'elle disparaît du côté opposé. Elle disparaît bien, puisque le mycélium se nourrit aux dépens de la cuticule.

Le moment est venu d'ajouter que la digestion de la cuticule se fait en deux temps, qu'il y a d'abord une décutinisation, comme le montre l'action du soudan succédant à celle du Bleu coton pour plus de clarté. On voit après ces deux réactions successives une zone très faiblement colorée en orange pâle ou même incolore sur le pourtour externe des filaments mycéliens, (*dec*, fig. 4) alors que dans les membranes saines, la cuticule est uniformément colorée en orange vif sur toute son épaisseur.

C'est à l'intérieur de cette zone que le liséré frangé colorable par le Bleu coton se montre, région qui apparaît en creux après l'action de l'Eau de Javel. C'est la région de digestion, travail chimique qui se fait donc nécessairement en deux temps.

Il nous faut ajouter que les colorants des composés pectiques qui ne teignent pas la cuticule saine se fixent au contraire (faiblement il est vrai) dans la région externe de décutinisation.

En outre, le réactif de Schiff qui teint la cuticule surtout en face des cloisons verticales et ailleurs dans sa portion moyenne, un peu plus près de la couche cellulosique que de la surface, donne une coloration toujours plus pâle dans les régions intéressées par le mycélium. Il est néanmoins impossible de suivre le travail individuel — diastatique sans doute — des divers filaments.

F. — RÉSUMÉ.

Le mycélium du *Fusicladium Pruni* (sp. vel var. nov.) est incolore au début de son développement ; il brunit par la suite.

A l'état incolore il est colorable par la Benzoazurine et le Bleu coton.

La possibilité de coloration par le Bleu coton est de plus longue durée.

Le thalle est intracuticulaire.

Sa progression se fait par voie chimique. Sa nutrition s'effectue en deux temps : décutinisation et digestion de la cellulose.

La conformation générale du thalle est indépendante de l'architecture du substratum.

La corrosion peut s'étendre aux cloisons épidermiques verticales.

Il peut se constituer ainsi une portion mycélienne nouvelle dont la configuration générale est sous la dépendance étroite de l'arrangement des cellules épidermiques.

Le développement morphologique du thalle intracuticulaire comprend trois phases :

a) une *phase de prise de possession* à l'aide de filaments mycéliens évoluant en arbres ;

b) une *phase d'extension* par élongation et cheminement quasi parallèle des branches constituant les cîmes ;

c) une *phase de remplissage* des vides laissés par les filaments porteurs de cîmes.

L'accroissement du thalle est donc terminal en même temps qu'intercalaire.

La ramification se fait souvent par dichotomie terminale.

Avec des invasions précoces le recouvrement peut être progressif.

La sortie des conidiophores se fait par corrosion locale de la cuticule aidée de rupture mécanique.

La réaction de l'hôte se fait par cutinisation, lignification et subérification.

Il peut y avoir différenciation morphologique d'un liège de défense.

Le liège est lignifié en même temps que subérisé.

DIAGNOSE

FUSICLADIUM PRUNI sp. n. var. nov.

Maculicole. Taches grises ou brunes, finement veloutées. Mycélium subcuticulaire, d'abord incolore, hyalin, puis brun. Conidiophores bruns, simples, dressés, isolés, cylindriques, légèrement dilatés puis rétrécis à la base, irrégulièrement et lâchement verruqueux au sommet, 1-2 cloisonnés 25-42 $\mu \times 3,5-4,5$. Conidies simples, rarement 1-septées, fusoides oblongues, assez souvent un peu rétrécies en leur milieu, brun verdâtre, 14-18 $\mu \times 3,5-5$.

Parasite du fruit du *Prunus domestica* (var. d'Ente) Ville neuve sur Lot (Lot et Garonne).

Espèce affine : *Fusicladium Cerasi* (Rab.) Sacc.

CHAPITRE IX

FUSICLADIUM PYRINUM ET DENDRITICUM (Wallr) Fuck. (Tavelure du Poirier et du Pommier)

§ I. — CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES.

De tous les parasites décrits dans ce travail, deux des plus importants au point de vue pratique sont sans conteste ces hyphomycètes qui provoquent sur Poirier et Pommier (feuilles, tiges et rameaux), les altérations depuis longtemps connues des agriculteurs sous le nom de *Tavelles* ou *Tavelures*. Les anciens les connaissaient cependant plutôt sous le nom de *gale* (1) ; Decaisne désigne la maladie sous le nom d'*Exanthème* (2) ; Dangeard a cru devoir lui donner les noms de *Fumagine* pour les feuilles (3) ; *chancre* pour les fruits (4) et les rameaux (*chancre ordinaire* dans ce cas particulier (5).

Ces champignons prennent place dans le groupe des *Dématiées* de Fries (6), sect. des *Didymosporæ*, subsect. des *Macronema Cladosporiæ* de Saccardo (7).

a) *Fusicladium dendriticum*. Connu depuis 70 ans environ, il a tout d'abord été décrit par Wallroth (8) sous le nom de *Cladosporium dendriticum*. A peu près en même temps Fries (9) en avait brièvement décrit le mycélium sans en avoir vu les spores, sous le nom de *Spilocæa Pomi*. Ce n'est qu'en 1869 que Fuckel (10) lui a donné son nom actuel en même temps que scindé l'espèce en deux. « Le nom de *Cladosporium dendriticum* Wallroth désigne en effet deux formes différentes ; le *Cladosporium dendriticum* publié par Rabenhorst dans son *Herbarium mycologicum* est différent du *Cladosporium dendriticum* des *Fungi Europei* ; le premier correspondant au *Fusicladium dendriticum* le second au *Fusicladium pyrinum*. » (11).

(1) RUBENS, *Maladies des arbres fruitiers*.

Les anglais emploient cette même désignation (*apple scab*, *pear scab*) ; de même les Italiens (*scabbia*) qui nomment encore la maladie *ticchiolatura* et *brusone*.

2) Jardin fruitier du Museum (d'après Prillieux — *Les Tavelures et les crevasses des poires*, in *Ann. Inst. Agronom.* 1879).

(3) *Maladies du Pommier et du Poirier*, p. 43. Dangeard fait la même confusion que Persoon qui désigne le parasite sous le nom de *Fumago mali*. (*Mycol. Europea* I).

(4) *Ibid.*, p. 65.

(5) *Ibid.*, p. 34.

(6) *Syst. Mycolog.*

(7) *Sylloge fungorum*, t. IV.

(8) *Flora cryptogamia germanica*.

(9) *System. Mycologiæ* ;

(10) *Symbolæ mycologiæ*.

(11) Loc. cit in PRILLIEUX (op. cit.).

Sorauer qui a publié en 1875 une bonne étude de la maladie (1) regarde la forme des feuilles comme distincte de celle des fruits. C'est également l'avis de Thümen (2) qui a donné à la forme des pommes le rang d'espèce sous le nom de *Napicladium Soraueri*.

L'opinion de Saccardo est intermédiaire entre les deux précédentes ; il fait de l'espèce de Thümen une simple variété (*var Soraueri*) ne se distinguant du type que par les moindres dimensions des spores (3). C'est aussi une variété (*minor*) pour Bizzozzero (4).

Ces différences de dimensions sont loin d'avoir la fixité indiquée par les auteurs ; nous ne voyons pour nôtre part aucune raison pour distinguer la forme du fruit de celle des feuilles.

b). *Fusicladium pirinum*. D'abord désigné sous le nom de *Cladosporium pyrorum* par Berkeley (5), puis de *Fusicladium virescens* par Bonorden (6). Libert (7) rangeait le parasite dans le genre *Helminthosporium* (*H. pyrinum*). C'est sous ce nom que Desmazières l'a décrit sur les feuilles du Poirier (8). Il est vrai que plus tard, dans ses *Ersicata*, il l'a rapporté au *Cladosporium dendriticum* Wallr., espèce globale que Fuckel devait bientôt scinder, comme nous l'avons vu plus haut.

Bien que nous croyons devoir maintenir encore les *Fusicladium* dans le groupe provisoire des Hyphomycètes, nous devons rappeler qu'il a été décrit des formes reproductrices plus élevées.

Sorauer (9), Prillieux et Delacroix (10) ont décrit et figuré sur les rameaux de Poirier des conceptacles (spermogonies) incomplètement développés. D'après cela, le *Fusicladium pyrinum* viendrait prendre place parmi les sphéropsidées.

Il en serait de même pour le *Fusicladium dendriticum* d'après Dangeard (11) qui aurait également rencontré des spermogonies sur feuilles.

La preuve expérimentale du lien génétique réunissant les deux formes reproductrices manque dans les deux cas. Nous nous permettons, dans tous les cas, de faire les plus grandes

(1) In *Monatsschrift des Vereines Zur Beforderung des Gartenbaumes*.

(2) *Mycotheca universalis*.

(3) *Sylloge fungorum*, t. IV, p. 316.

(4) *Flora veneta crittogam*.

(5) *Garden Chronicle*, 1848, p. 378.

(6) *Handbuch der Allgemeine Mycol.* 1851.

(7) *Ersic.* n° 188 — *Cryptog. Arduenn.*

(8) (*Ann. sc. nat.* 2^e série, t. XIV.

(9) *Atl. f. Pflanzenkrankh.*

(10) Sur la spermogonie du « *Fusicladium pyrinum* » (in *Bull. Soc. Mycol.*, t. IX.

(11) *Op.cit.*

réserves quant à la prétendue forme spermogoniale du *Fusicladium dendriticum*.

Les faits annoncés par Dangeard dans son étude de la Tavelure du Pommier sont vraiment étranges d'ailleurs. Il procède par grattage et obtient ainsi des plaques ou croûtes noires, puis par des coupes qui lui montrent un mycélium sous-cuticulaire (op. cit. p. 42). Les cultures lui ont montré des formes fructifères variées. Les figures qu'il donne et qui s'appliquent au développement des éléments superficiels obtenus par grattage montrent nettement qu'il a confondu la Fumagine avec la Tavelure. Ce sont des formes cladosporioïdes bien caractéristiques. D'ailleurs, c'est sous le nom de Fumagine qu'il désigne la Tavelure. Bien qu'il attribue sa fumagine au *Fusicladium*, il ajoute p. 48. « Les mycologues seront frappés des ressemblances que présente ce champignon de la Fumagine du Pommier et du Poirier avec d'autres pyrénomycètes tels que le *Capnodium Salicinum* et le *Pleospora Hyacinthi*. » Cela n'a rien d'étonnant. Il paraîtrait superflu de s'arrêter longuement à discuter la valeur de ces observations. (1).

Ajoutons que pour Aderhold (2), le terme de *Fusicladium* s'appliquerait simplement à la forme conidienne de sphériacées du genre *Venturia*, depuis longtemps décrits sur feuilles mortes.

Le *Fusicladium pirinum* deviendrait alors le *Venturia pirina* Adh. = *Venturia ditricha* f. *piri* Bref = *Venturia chlorospora* (Ces). Karst. part. = *Sphaerella inæqualis* Cooke part.

Le *Fusicladium dendriticum* deviendrait de même le *Venturia inæqualis* (Cooke) Adh. = *Sphaerella inæqualis* Cooke part. = *Venturia inæqualis* Vint. *Didymosphæra inæqualis* Nssl. = *Venturia chlorospora* (Ces.) Karst. part.

Bien que divers auteurs aient de suite adopté les conclusions d'Aderhold (3), comme la preuve expérimentale manque, nous devons attendre d'être renseigné d'une façon plus précise.

Malgré nos efforts poursuivis depuis quatre ans, tant au Laboratoire que dans la nature, dans les milieux variés, nous n'avons jamais eu l'occasion d'observer la moindre ébauche de forme périthéciale.

Nous ajouterons que les échantillons de *Venturia inæqualis* (Cooke) Vint. publiés par Roumeguère (4), les seuls il est vrai qu'il nous ait été possible d'examiner, ne nous ont pas montré la moindre relation avec le mycélium des *Fusicladium*.

(1) Voir notre note : *Recherches sur les maladies des Pommiers (Fumagine et Tavelure in Revue Bretonne de Botanique, 1906, n° 1.*

(2) Die Perithecienform v. *Fusicladium dendriticum*, in Ber. d. deutsch bot. Gesel. 1894 ;
et Rev. der sp. *Venturia*, in Hedwigia 1897.

(3) Voir notamment : ROSTRI F. (*Plantepatologi*) et TUBER F. (*Diseases of Plants*)

(4) *Fungi selecti Exsiccati*, n° 4657 lég. Thümen-Bayreuth).

Bien que *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* soient deux espèces bien caractérisées et quoiqu'on en ait dit bien spécialisées (1), en raison de leur proche parenté, de l'organisation voisine de leur thalle, de la grande parenté des plantes supports et de l'analogie des altérations, nous les réunirons dans une étude commune au lieu d'en faire l'objet de chapitres séparés comme pour chacun des autres types.

Nous étudierons d'abord l'organisation générale du mycélium, pour les suivre ensuite tant en elles-mêmes que dans les désordres causés, dans les trois parties du support, feuille, tige et fruit, sur lesquelles elles se développent. Après quoi nous étudierons comparativement le développement de l'appareil conidien, ce qui nous permettra de relever des particularités d'un réel intérêt biologique sur lesquelles la littérature fait complètement défaut.

§ 2. — ÉTUDE GÉNÉRALE DU MYCÉLIUM

(PLANCHES XV à XX et FIG. 3 à 10)

Les premières atteintes de la Tavelure se montrent sur les feuilles qui présentent de très bonne heure, chez le Pommier comme chez le Poirier, des taches plus ou moins arrondies, d'un brun olivâtre, plus fréquentes sur la *face inférieure* des feuilles du Poirier, sur la *face supérieure* au contraire dans le cas du Pommier.

Vues à un faible grossissement, les taches du Poirier (*fig. 4*) sont poussiéreuses, alors que celles du Pommier (*fig. 3*) se montrent sous un aspect dendritique, d'où le nom spécifique de *dendriticum* donné au parasite ; elles sont constituées par une série de fibres rayonnantes et ramifiées, d'autant plus lâches qu'on s'éloigne davantage du centre de la tache. Elles sont plus fines, leurs ramifications sont moins serrées sur la face inférieure ; la teinte de l'ensemble y est conséquemment moins foncée. De même d'ailleurs, pour le *Fusicladium pyrinum*, les taches sont habituellement plus claires du côté supérieur ; les granules qui leur donnent leur aspect poussiéreux caractéris-

(1) Saccardo dit à tort que le *Fusicladium dendriticum* s'attaque au pommier et aussi au poirier. « In foliis languid's Piri communis et mali » (*Sylloge*, IV, p. 345). Il n'a sans doute fait que reproduire Thümen qui ne parle même pas du *Fusicladium pyrinum* et donne comme synonymes du *Fusicladium dendriticum*, *Cladosporium pyrorum*, Berk. — *Helminthosporium pyrorum*, Lib. (*Fungi pomicoli*, p. 15).

tique sont bien moins volumineux et moins serrés que du côté inférieur.

Il y a donc, même à un faible grossissement, possibilité de distinction des deux espèces. Pour une même espèce, les différences d'habitat impliquent des différences de végétation. L'un de ces habitats est plus que l'autre favorable au développement des parasites et la situation favorable à l'évolution de l'un est défavorable à l'autre.

Examinons maintenant d'une façon comparée l'évolution des deux espèces congénères.

Chez le *Fusicladium pyrinum* (pl. XV), le thalle est d'abord constitué par des filaments isolés (fig. 1), se ramifiant de bonne heure d'une façon très irrégulière, filaments d'ailleurs eux-

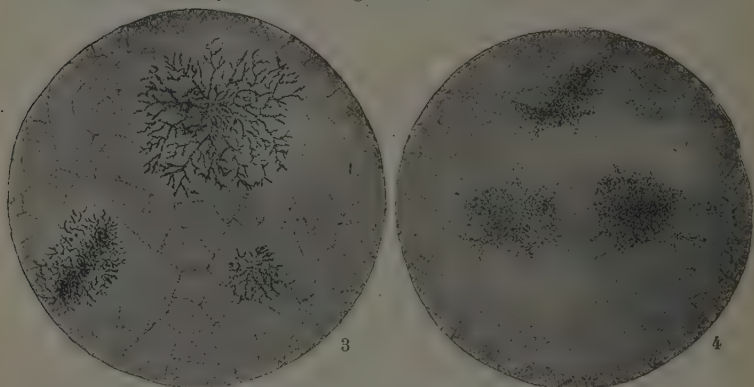


FIG. 3 et 4. — Taches de Tavelure vues à la loupe : 3, sur feuille de pommier
4, sur feuille de poirier.

mêmes très irréguliers dans leur diamètre et la longueur des articles. Bientôt et cela lorsque le thalle a pris possession d'une étendue de substratum relativement grande, les ramifications se terminent par des digitations dilatées (fig. 2 et 3) qui en arrêtent l'allongement (1). L'ensemble est alors constitué par une série d'arbuscules beaucoup plus compacts sur la face inférieure (fig. 3) que sur la supérieure (fig. 2). Pour une extrémité donnée d'ailleurs, le nombre des digitations est bien plus grand sur la face inférieure ; sur la face supérieure, elles peuvent se réduire à deux, et dans un cas comme dans l'autre, on peut noter la tendance qu'ont les terminaisons à se dichotomiser (pl. XVII).

(1) De nouvelles ramifications filamenteuses se développeront alors en arrière; c'est d'elles que nous parlerons plus loin au sujet de l'influence déterminante de l'arrangement des cellules épidermiques.

Chez le *Fusicladium dendriticum*, (pl. XVI), les différences entre face supérieure et face inférieure sont encore plus marquées. Sur la face inférieure (fig. 1), le mycélium est constitué par des filaments qui tendent à cheminer isolément ; ils tendent au contraire à se grouper en faisceaux compacts, de bonne heure ramifiés, à la page supérieure (fig. 2), ce qui donne aux taches leur aspect si caractéristique.

La figure 1 montre nettement l'influence exercée par les stomates sur la direction du mycélium ; les fig. 5, A, le montrent plus nettement encore à un très fort grossissement.

On voit que, quelle que soit la position du stomate par rapport au filament mycélien qui se dirige vers lui, il se produit une déviation dans sa marche envahissante. Cette déviation est maximum lorsque l'arrivée du mycélium se fait normalement au grand axe des cellules stomatiques (fig. 5, A, 4, 5, 6) ; un

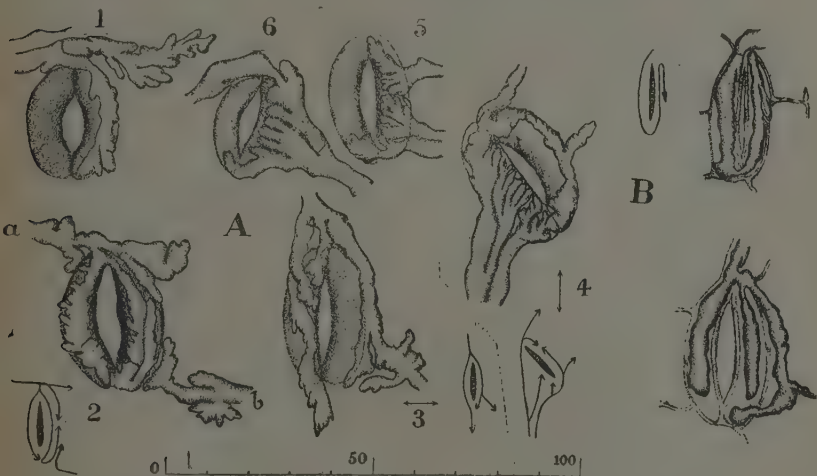


FIG. 5. — Relations du mycélium avec les stomates. A, (1, 2, 3, 4, 5, 6) *Fusicladium dendriticum*.

B, *Fusicladium pyrum*. En 2, 3, 4 les schémas qui s'appliquent aux dessins correspondants indiquent la marche de la ramification.

grand nombre de digitations se montrent alors à l'extrémité du mycélium qui peut en outre se ramifier, de façon à recouvrir une bonne partie des cellules stomatiques. Quelques-unes de ces ramifications, les latérales de préférence, arrivent à contourner le stomate pour continuer leur marche, mais il y aura toujours tendance à la production des rameaux qui cherchent à prendre la forme même des cellules stomatiques avant que de s'échapper au-dessus de l'épiderme normal (voir notamment 4).

Lorsque l'arrivée se fait par bout, dans la direction du grand axe du stomate (3) l'extrémité mycélienne tend toujours à se bifurquer pour envoyer des rameaux au-dessus des cellules stomatiques ; il y a encore déviation. Lorsqu'au contraire l'arrivée se fait encore par bout, mais perpendiculairement à l'axe stomatique (1 et 2) des ramifications prennent encore naissance pour s'engager au-dessus des cellules stomatiques pendant que l'extrémité mycélienne poursuit son cours en devenant plus ou moins digitée variqueuse. Mais les ramifications ainsi superposées aux cellules stomatiques éprouvent toujours une grande difficulté à les quitter ; elles se retournent fréquemment (2) vers leur point de formation ; elles peuvent même être définitivement arrêtées dans leur évolution longitudinale.

Chez le Poirier, des phénomènes du même ordre se constatent (fig. 5 B.) ; mais les ramifications suprastomatiques se montrent souvent simplement variqueuses au lieu de présenter ces curieuses digitations que nous venons de constater chez le *Fusicladium dendriticum* et sur lesquelles nous aurons à revenir ; lorsque ces digitations existent, elles sont dans tous les cas bien moins accentuées.

Voyons maintenant, chez le Poirier les rapports de situation du mycélium avec les cellules épidermiques normales.

Contrairement à ce que l'on pourrait penser d'après le simple examen des fig. 1, 2 et 3 pl. XV, ce mycélium montre toujours

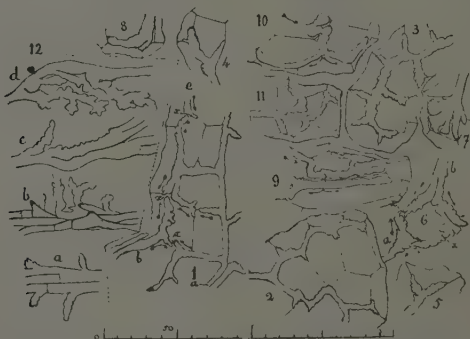


FIG. 6. — 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. Influence de l'architecture épidermique sur le développement du *Fusicladium pyrinum*. 12, mycélium du même associé en cordons.

(Les flèches indiquent la direction de marche).

une tendance très accentuée à suivre les contours des cellules épidermiques, à se loger dans les dépressions qui les séparent (fig. 6). Lorsqu'une extrémité mycélienne cheminant ainsi dans

une dépression se trouve arriver à une bifurcation de la vallée, elle tend elle aussi à se bifurquer (*fig. 6-4 et 5*), pour envoyer un rameau dans chacune des nouvelles dépressions. Il s'agit d'une sorte de dichotomie occasionnelle, dichotomie égale dans le principe, mais bientôt inégale par suite d'une inégalité dans le développement des deux moitiés du filament primitif. Que deux filaments mycéliens de même origine ou d'origine différente arrivent en face l'un de l'autre par suite d'une direction de marche inverse (*6, a et b.*), et l'on assistera des deux côtés à la formation de rameaux qui arriveront bientôt par leur ensemble à faire le tour complet de la cellule. Venant buter l'un contre l'autre, en X, X, leur développement pourra par ce fait même se trouver arrêté, mais plus souvent l'évolution continue, soit qu'il se produise un chevauchement, soit que l'un des deux rameaux venus au contact, ou même les deux, en arrivent à changer de direction pour s'échapper latéralement.

Chaque fois donc qu'une extrémité mycélienne rencontre dans sa marche une nouvelle dépression intercellulaire dans une situation angulaire par rapport au chemin jusque là suivi, il y a tendance à bifurcation, à dichotomie (1) ; mais bien souvent l'un des rameaux formés et de préférence naturellement celui qui forme l'angle le plus ouvert avec la branche d'où il est issu, l'emporte sur l'autre. Il y a dans ce cas un manque de parallélisme qui permet au mycélium de gagner du terrain bien plus que si ce parallélisme existait. On voit alors (2) le mycélium se présenter sous la forme de troncs sinueux, tortueux ou noueux à direction réglée par les thalwegs ; en face de chacune des dépressions transverses se montrent des prolongements réduits souvent à de simples hernies que l'on prendrait toujours pour des ramifications latérales si l'on n'avait pas bien suivi l'évolution de l'ensemble. C'est là un fait que l'on remarque surtout sur la face supérieure ; sur la face inférieure au contraire, les pseudoramifications latérales sont beaucoup plus longues (3) ; Les extrémités mycéliennes se présentent donc sous un aspect différent ; elles sont plus serrées, le substratum est mieux

(1) Cela surtout à partir d'un certain stade dans l'évolution du champignon. Au début les filaments mycéliens se ramifient faiblement autour du cercle d'invasion ; il se constitue ainsi un certain nombre de branches qui peuvent cheminer sur un assez long parcours sans se ramifier. C'est ce que l'on peut appeler la phase de prise de possession durant laquelle les fructifications peuvent d'ailleurs se montrer. Vient ensuite, au bout d'un certain temps, et cela d'autant plus vite que la fructification est plus précoce, une 2^e phase que nous pouvons appeler la phase de remplissage ou de recouvrement durant laquelle se montrent les phénomènes que nous allons décrire et qui aboutissent à la constitution d'une lame mycélienne quasi-continue, réticulée quant à l'allure générale.

La distinction à peu près toujours possible de robustes filaments du type d. la fig. 1 (pl. XV) au milieu de cette lame réticulée montre bien que sa constitution n'est pas progressive, qu'elle s'effectue en deux temps.

occupé dans sa surface, si en un temps donné une moindre surface foliaire se trouve intéressée par le parasite.

Point n'est besoin d'ajouter que, de même que précédemment avec la vraie bifurcation terminale il arrive souvent que plusieurs filaments mycéliens en arrivent à être voisins (6). Progressant tous de la même façon, la surface foliaire finit par être recouverte d'un réseau mycélien que l'on pourrait considérer au premier abord et à un faible grossissement comme le résultat d'une prise de possession du terrain par un seul et même filament abondamment ramifié.

Dans les cas précédents, le mycélium se trouvait logé dans l'axe des dépressions intercellulaires. On le voit aussi cheminer dans ces mêmes dépressions, mais sur le flanc de l'une des cellules épidermiques. Lorsqu'il a pris ce chemin, il éprouve toujours de la difficulté à s'en éloigner ; pour cette raison encore on assistera souvent à la bifurcation des extrémités (10) comme dans le cas précédent, mais pour cette raison aussi ce mycélium tendra à se retourner de façon à faire le tour de la cellule, plutôt que d'en franchir les limites pour s'étendre au-dessus des cellules voisines. Si cependant le *thalweg* est à un moment donné facilement traversable, une ramification pourra s'échapper du filament parallèle à la cloison pour constituer une branche qui tendra à évoluer comme le filament mère d'où elle est sortie, c'est-à-dire à cheminer parallèlement à elle, sur les flancs de la cellule contigue (9).

Nous verrons plus tard la raison d'être de ces particularités ; ce qu'il y a à retenir pour le moment, c'est que le mycélium tend à rester dans l'axe des dépressions intercellulaires lorsqu'il s'y est engagé et qu'il tend de même à cheminer sur les flancs de la cellule, parallèlement à cet axe lorsqu'il a commencé à se développer dans cette situation. Il éprouve dans ce dernier cas une certaine difficulté à traverser la dépression et dans les deux il ne peut qu'avec peine sortir du chemin primitif pour remonter le flanc des cellules. Ces difficultés d'ascension ou de simple traversée sont plus ou moins grandes suivant les circonstances et comparativement la première peut être dans certains cas plus grande que la seconde, alors que c'est l'inverse dans d'autres.

Nous avons admis jusqu'ici que le mycélium occupait une situation déterminée par l'arrangement même des cellules sous-jacentes. Mais il arrive aussi fréquemment, surtout au début, que le sens de sa marche est indépendant de l'orientation des éléments épidermiques ; on observe alors des variations morphologiques sur lesquelles il y a lieu d'insister. (fig. A. pl. XVII).

Dans les régions supranerviennes, les cellules épidermiques sont orientées dans le sens des nervures. Qu'un filament mycélien vienne à se diriger normalement à ces files de cellules toujours

petites, réduites surtout dans leur diamètre transversal, un étranglement très net s'observera au niveau des cloisons (fig. 1.) toujours plus enfoncées que dans les régions internerviennes.

Le mycélium se présentera donc sous un aspect régulièrement variqueux, chacune des dilatations latérales correspondant au dos des cellules. Que l'arrivée se fasse obliquement (fig. 2) le tube mycélien exagérera ses dilatations latérales au point de prendre sur un plan l'aspect d'une double scie, à dents surtout développées du côté où les cloisons cellulaires correspondant à de fortes dépressions forment le plus grand angle avec sa direction générale. Comme précédemment, la dilatation débute sur le dos des cellules épidermiques, mais la poussée protoplasmique a pour effet de les repousser vers les dépressions immédiatement supérieures. Le fait est encore visible sur la fig. 3 où ces dilatations font place à de véritables ramifications du côté droit, là où l'angle formé par le mycélium avec les cloisons épidermiques est le plus ouvert.

La fig. 4 montre en outre deux rameaux nés d'une même branche et dont l'un chemine normalement aux cellules épidermiques, l'autre obliquement. Dans un cas comme dans l'autre, des ramifications latérales apparaissent, mais la ramification est plus symétrique dans le premier que dans le second où elle tend à être unilatérale. Dans les deux cas, ces ramifications sont déterminées et dirigées par l'orientation même des cloisons épidermiques. Ici elles tendent plutôt à longer les cloisons ou même à cheminer dans les dépressions, ce qui nous ramène à la fig. 6 (1, 2, etc.) Quelques-uns des rameaux de la fig. 3 se sont d'ailleurs formés dans ces mêmes conditions. Tout dépend de la facilité avec laquelle l'obstacle cuticulaire peut être soulevé ; nous y reviendrons plus loin.

Examinons maintenant la fig. A. 5 ; un tube mycélien s'est dirigé normalement aux cellules épidermiques ; il a formé une dilatation *a* sur le flanc d'une cellule, après quoi un très fort étranglement coïncide avec la nouvelle dépression, témoignant ainsi de la difficulté de traversée. Puis une nouvelle dilatation *c* apparaît au-dessus de la nouvelle cellule, opposée à la précédente, mais cet étranglement entre *a* et *c* a été tel qu'un rameau *r* est né immédiatement après la dilatation *a* pour s'engager sur le flanc de la même cellule, dans le fond même de la dépression. Ce rameau *r* a pu prendre un grand développement parce que la difficulté de passage a été moindre que pour la dilatation *a* que nous devons regarder comme une ébauche de rameau.

Après formation de la dilatation *c*, une nouvelle dépression a été rencontrée par l'extrémité mycélienne, cela correspond à un obstacle dans la marche du mycélium dont la poussée protoplasmaïque inférieur *r*. Butant contre l'obstacle, l'extrémité du

mycélium dont la vigueur se trouve par ce fait amoindrie a alors changé de direction ; elle s'est retournée le long de la dépression séparant la cellule *e* de la suivante et ce n'est qu'après une série d'efforts que la traversée de l'obstacle a pu s'effectuer à l'aide des nouveaux rameaux *r*, *r'* *r''*. D'ailleurs l'extrémité du filament mycélien est venue buter contre une nouvelle cloison normale à sa direction, ce qui, une fois encore, a pu détourner le courant protoplasmique pour le ramener dans sa direction première. Le même fait s'est également produit pour le premier rameau *r* qui dans la région *e'* a formé de nombreuses digitations témoins de la difficulté d'extension. Cette difficulté a encore eu pour résultat de ramener une partie du courant protoplasmique vers la région *e*, dans sa direction première.

Un fait désormais important à retenir, c'est donc que les difficultés d'extension du mycélium lui font perdre sa régularité originelle. Régulier lorsque sa marche envahissante se poursuit sans encombre, il devient variqueux par suite de la rencontre d'obstacles. Plus la difficulté d'extension est grande et plus ces dilatations latérales se développent. Lorsqu'un filament mycélien chemine dans l'axe des dépressions intercellulaires, il est ou bien lisse ou bien variqueux des deux côtés. Il est lisse lorsque la poussée protoplasmique est tout entière dirigée vers l'accroissement longitudinal, mais il l'est forcément aussi lorsque, malgré la tendance qu'il aurait à se ramifier, l'obstacle latéral se trouve être régulièrement parallèle au chemin dans lequel il se trouve engagé. Cette tendance à la ramification existe bien ; malgré sa plus grande tendance à l'expansion longitudinale, il n'en cherche pas moins, à une certaine distance du sommet végétatif, à envoyer des ramifications sur les flancs des cellules voisines. Chacune des dilatations correspond en réalité à une ébauche de rameau.

Lorsque le mycélium chemine sur le flanc des cellules, au fond de la dépression, mais non suivant l'axe de la vallée, les dilatations se montrent d'un seul côté, du côté de la cellule directement intéressée (voir notamment fig. A. 4). Le côté lisse régulier se présente sous cet aspect en raison de la régularité du chemin parcouru, de la régularité de l'obstacle latéral ; l'autre côté est variqueux par suite des essais successifs de ramifications qui cherchent à remonter les flancs de la cellule.

Les curieuses digitations terminales que nous avons vu se développer au-dessus des cellules stomatiques ne peuvent pas s'expliquer autrement que par suite de la difficulté d'extension en longueur du filament primitif.

Lorsque d'ailleurs, une extrémité mycélienne se trouve enga-

gée dans l'ascension d'une cellule épidermique quelconque des ramifications du même ordre se montreront, témoins toujours de la difficulté de progression longitudinale du rameau. La fig. A. 5 (pl. XVII) que nous avons longuement examinée plus haut le montre bien ; l'aspect coralloïde *c'* est dû à ce fait que le rameau *r* se trouve arrêté dans sa marche parce que les ramifications développées sur les flancs des cellules voisines éprouvent une grande difficulté à se frayer un passage. Ces amas coralloïdes sont un indice d'arrêt de croissance. La fig. 6 (7) montre de même une cellule complètement recouverte à l'aide de rameaux aplatis et élargis nés d'une branche unique qui, elle, cheminait dans l'axe d'une dépression, ce qui est la cause de sa régularité de contour.

Il semble ressortir de ce que nous avons dit jusqu'ici que les filaments mycéliens du *Fusicladium pyrinum* cheminent isolément ; il n'est cependant pas rare de rencontrer des filaments associés cheminant côte à côte, parallèlement ou superposés, (fig. 6-12).

Les ramifications ont une tendance marquée à s'écarter du chemin parcouru par le filament mère, sollicités qu'elles sont à s'engager dans les dépressions intercellulaires, à situation angulaire par rapport à la première vallée. Cela est particulièrement net sur la face supérieure où les dépressions sont plus accentuées que sur l'inférieure ; mais sur la face inférieure de préférence, les ramifications se trouvent prises entre deux tendances opposées, tendance à l'éloignement du filament mère pour s'engager dans un nouveau chemin et tendance à profiter du chemin parcouru qui aura simplement besoin d'être agrandi. Selon que l'agrandissement sera plus facile sur les côtés ou par dessus, les filaments s'associeront d'une façon différente, mais dans un cas comme dans l'autre on aura souvent l'illusion d'une dichotomie alors qu'il s'agit en réalité d'une véritable ramification.

Le *Fusicladium dendriticum* va nous présenter des phénomènes du même ordre que le *Fusicladium pyrinum*, mais aussi des phénomènes différents, au moins en apparence.

Nous avons déjà vu que dans les régions stomatiques du Pommier, les digitations se développaient avec une particulière intensité ; nulle part chez le Poirier nous n'en avons trouvé d'aussi remarquables, mais nous avons noté la formation fréquente de ramifications qui tiennent incontestablement à la même cause. Chez le Pommier, nous voyons très fréquemment des faits de même nature se produire au-dessus des cellules épidermiques ordinaires. Les fig. 8 (A et B) en montrent un cas remarquablement net.

Disons de suite que l'aspect dendritique des taches particuliè-

chez le Poirier. Cette différence doit retentir sur l'aspect même de l'ensemble du thalle.

Sur la face inférieure, les stomates interviennent pour dévier de leur direction les tubes mycéliens qui se ramifient de façon à recouvrir l'épiderme d'un réseau de filaments lâchement unis entre eux (fig. 1. pl. XVI). Mais il n'en est pas moins vrai que les ramifications latérales tendent à profiter du chemin parcouru par les filaments mères, comme nous avons vu le fait se produire exceptionnellement chez le *Fusicladium pyrinum* (12, fig. 3).

Sur la face supérieure, les obstacles stomatiques n'existent plus ; cette tendance au cheminement parallèle s'exagère et l'on assiste par ce fait à la formation de véritables faisceaux mycéliens (fig. 2. pl. XVI) que nous pouvons bien considérer comme des ébauches de rhizomorphes : appelons-les des *pseudorhizomorphes*, puisque nous avons employé ce mot à propos du *Marsonia Rosæ*.

A voir ces pseudorhizomorphes développés, à voir aussi les ensembles mycéliens de la face inférieure, on pourrait conclure à la dichotomisation terminale, mais si l'on suit l'évolution d'une extrémité mycélienne, on voit qu'en réalité un filament donné émet des bourgeons latéraux qui pourront arriver à atteindre rapidement l'extrémité du filament mère, donnant ainsi une illusion de la bifurcation que nous avons vu si souvent se produire chez le *Fusicladium pyrinum*. La bifurcation peut cependant accidentellement se produire chez le *Fusicladium dendriticum* ; la fig. 9 (3) en montre un exemple. C'est ce que l'on peut constater aux extrémités du mycélium arrivant au-dessus d'une nervure, là où les cellules épidermiques changent de forme et d'orientation et ont en même temps une cuticule plus difficilement soulevable, au voisinage immédiat d'une petite plage morte aussi, le mycélium ne pouvant se développer qu'au dessus des tissus vivants.

Chez le *Fusicladium pyrinum* dont le mycélium chemine dans une situation bien déterminée, il pouvait y avoir bifurcation vraie parce que ce chemin se bifurque lui aussi d'une façon régulière ; le chemin n'étant pas tracé à l'avance chez le *Fusicladium dendriticum*, la bifurcation doit perdre de sa régularité. En effet le sommet du filament représenté en 3 (fig. 9), quoique divisé en deux moitiés sensiblement égales, n'en est pas moins très irrégulièrement bosselé. Il arrive d'ailleurs qu'au lieu et place de cette division, on voit le filament se renfler en boule lorsque surgit l'obstacle (1, fig. 9). De ce renflement terminal se dégageront peu à peu des rameaux (r r' — 2) qui assureront la progression longitudinale du mycélium. Ailleurs l'expansion normale se trouvant entravée, des ramifications irrégulières nées au voisinage du sommet viendront à se développer pour tendre toujours à envelopper la région invulnérable ou difficilement

rement net sur la face supérieure est au moins partiellement lié à cette particularité que les cellules en arrivent à se recouvrir de véritables palmettes mycéliennes (fig. 7) dont le mode de for-

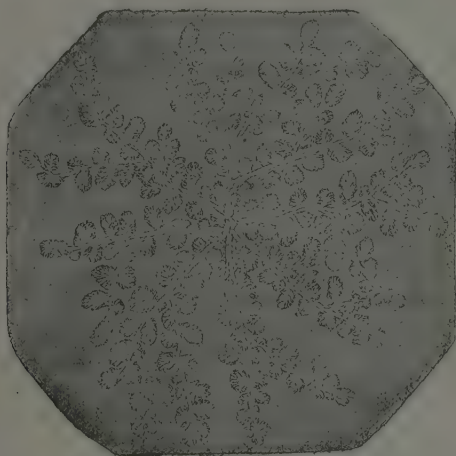


FIG. 7. Demi schématique). (Tache de Tavelure du Pommier vue à un faible grossissement.

mation apparaît nettement au simple examen des portions A et B (fig. 8).

Contrairement à ce que nous avons observé chez le *Fusicladium pyrinum*, les filaments mycéliens ne se trouvent guère

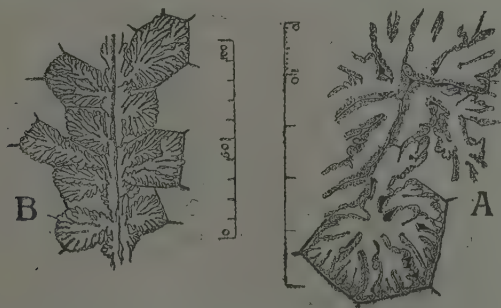


FIG. 8. — Portions grossies de la fig. 7. (A. centre; B. fragment du cordon porte palmettes.

dirigés dans leur marche par l'orientation des cellules épidermiques; ils ne montrent plus cette tendance généralisée à cheminer dans les dépressions intercellulaires, plus légères d'ailleurs que

vulnérable d'un réseau de filaments variqueux (*fig. 9, 4*). Des phénomènes du même ordre peuvent se constater d'ailleurs chez le *Fusicladium pyrinum* (12 d. *fig. 5*).

Quelque tendance qu'ait le parasite à associer ses filaments en pseudorhizomorphes, quelque tendance qu'aient les ramifications latérales à cheminer parallèlement aux filaments d'où elles sont issues, pour profiter du chemin suivi par eux, il n'en

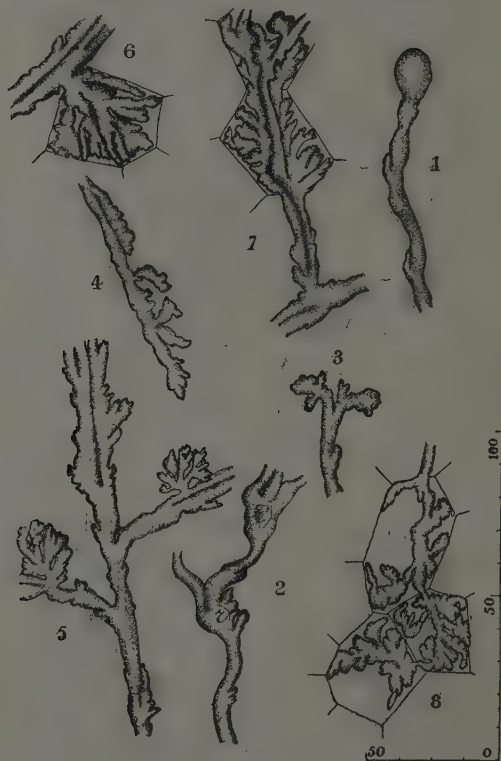


FIG. 9. — *Fusicladium dendriticum*. Divers aspects du jeune mycélium.

est pas moins vrai que ce chemin doit s'élargir à mesure que la surface mycélienne augmente. Si cet élargissement est facile, si la cuticule dont la difficulté de soulèvement forme le seul obstacle à l'extension du parasite se laisse décoller aisément, les bords du pseudorhizomorphe seront réguliers, les filaments latéraux les derniers formés seront à bord externe lisse comme

les filaments du centre (fig. 2, pl. XVI). Mais il arrive très fréquemment que l'obstacle ne se laisse pas vaincre aussi facilement que ne le demanderait le parasite ; on observe alors ou bien un retournement des ramifications au-dessus des filaments mères, ou bien la formation sur les côtés du pseudo rhizomorphe d'une quantité de dilatations, de digitations ou même de véritables palmettes, témoins des efforts successifs exercés par le mycélium (pl. XVI. fig. 10 etc.)

Ce sont là des faits qui peuvent d'ailleurs se constater sur des filaments mycéliens isolés ou associés en très petit nombre (6, fig. 9). Point n'est besoin pour cela que se soit réalisée l'association en pseudorhizomorphes.

On conçoit qu'à un moment donné, et ne serait-ce qu'en raison de cette succession d'efforts latéraux, les diverses dilatations qui correspondent chacune à un essai de rameau puissent en arriver à s'allonger et s'orienter dans une direction autre que celle du ou des filaments mères.

Ces derniers n'ont en général, à leur début, pas de direction fixée, déterminée à l'avance par l'orientation des cellules épidermiques ; mais avec le temps les choses peuvent changer, ne serait-ce qu'en raison de la diminution de vigueur du mycélium, ou plutôt d'un ralentissement dans sa tendance à l'extension longitudinale. Dans une vieille tache les fibrilles sont plus serrées, le réseau est plus compact que dans les taches jeunes. Dans toutes, le réseau est plus lâche à la périphérie qu'au centre. Il est donc incontestable que le parasite cherche tout d'abord à prendre possession d'une surface donnée avant que d'en explorer toutes les parcelles ; il tend plutôt à s'allonger dans son jeune âge, à se ramifier plus tard. Les ramifications latérales tendent à suivre le filament mère au début, à s'en éloigner ensuite.

Il y a d'ailleurs une raison à cela : c'est que, au fur et à mesure que la maladie se développe, la cellule avance en âge, la cutinisation se poursuit, ce qui augmente d'autant les difficultés d'extension. Dans le jeune âge, la direction des filaments pouvait être quelconque (1) ; elle sera plus tard au moins en partie sous

(1) Cela est vrai lorsque la jeune thalle n'intéresse pas de grosses nervures. La symétrie astéroïde de l'ensemble (fig. 7) est alors des plus remarquables. Mais lorsque la pénétration s'est effectuée au voisinage d'une nervure, au-dessus de laquelle les cellules épidermiques sont non plus isodiamétriques, mais allongées, rectilignes et supérieurement très convexes, avec une cuticule plus développée qu'ailleurs, les faisceaux mycéliens les plus rapprochés arrivent à gagner l'épiderme supranervien pour s'allonger dans le sens de la nervure avec d'autant plus d'intensité qu'ils éprouvent plus de difficulté à s'en échapper latéralement. Ces cordons supranerviens seront donc plus allongés que les autres. Lorsque des ramifications nerviennes viendront à être rencontrées, elles tendront à être recouvertes, les cordons se ramifiant à leur tour. L'ramification se faisant suivant un angle très ouvert, il en résultera la

elle a pu conserver sa régularité native. Mais à un moment donné la traversée d'une dépression normale ou oblique par rapport à la première est devenue nécessaire et alors le mycélium a dû s'engager au-dessus des cellules placées en avant. C'est à ce moment que la palmette est née, palmette qui peut se localiser sur une seule cellule ou s'étendre sur plusieurs des cellules voisines. Dans la *fig. 9 (7)* cette palmette s'est précisément développée sur des cellules opposées bout à bout, mais on conçoit que l'extension puisse de même se faire sur les côtés comme en 8. Dans un cas comme dans l'autre il pourra se former ainsi des lames mycéliennes s'étendant par rayonnement de façon à constituer ces curieux ensembles dont nous avons représenté un exemple par la *fig. 7* (figure demi schématique).

Nous devons ajouter que, avec ces palmettes pédonculées (*fig. 9-7*) comme avec les palmettes sessiles (*6*), les ramifications peuvent ou bien se développer de façon à rester toutes dans un seul et même plan, ou bien se retourner les unes au-dessus des autres. La *fig. 9 (7)* montre précisément, dès le début du pédoncule, deux branches qui cheminent, au moins en partie, l'une au-dessus de l'autre. Comme leur développement a été simultané ou presque, l'une a formé la portion gauche de la palmette supracellulaire, l'autre la portion droite ; et dans cette dernière on voit encore deux plans obliquement superposés.

Ces diverses palmettes, comme nous l'avons dit, peuvent ou bien apparaître sur les flancs des pseudorhizomorphes ou bien se développer sur le côté de filaments isolés ou groupés en nombre très faible. C'est même dans ce dernier cas qu'elles abondent le plus. La *fig. 7* montre précisément un ensemble appartenant à ce dernier type. On voit que les filaments porte-palmettes ont une direction rayonnante par rapport à un centre commun grossi dans la *fig. 8 (A)* et que la terminaison en est également palmelloïde. Cette disposition qui, nous le répétons, donne aux taches leur aspect dendritique, nous montre bien que le mycélium issu d'une spore tend tout d'abord à prendre possession d'une grande surface de terrain. Ce n'est qu'après cette large *prise de possession* que le substratum arrive à être plus ou moins complètement recouvert, grâce à la réunion des diverses lames palmelloïdes.

Chaque palmette correspond à une difficulté de développement ; la différenciation palmelloïde des extrémités indique un arrêt général d'expansion superficielle, de même que la constitution des pseudorhizomorphes indique une particulière facilité de cheminement. Les filaments s'associent en pseudorhizomorphes avant l'achèvement de la croissance des feuilles et de la différenciation cuticulaire de l'épiderme qui s'accomplit parallèlement ; les palmettes se développent lorsque les feuilles ayant

la dépendance de l'architecture de l'épiderme. Nous avons déjà dit que les palmettes qui à un moment donné abondent sur le côté des filaments ou des pseudorhizomorphes se trouvaient superposées aux cellules épidermiques (*fig. 7, A et B ; 6, fig. 9*). Il nous faut bien admettre que le rameau né d'un filament cheminant à la limite de la cellule et engagé sur le flanc de ladite cellule s'y est maintenu parce qu'il a été impuissant à en franchir la dépression périphérique pour redevenir parallèle au filament mère. Il s'y est alors ramifié irrégulièrement de façon à recouvrir la cellule d'une masse palmelloïde qui vient encore témoigner de par sa forme de la difficulté que ce recouvrement a présenté.

Cette difficulté de traversée des dépressions intercellulaires sur laquelle nous avons longuement insisté à propos du *Fusicladium pyrinum* est bien réelle ; la *fig. 9, (8)* le montre nettement ; par les étranglements que présente à ce niveau le filament qui a été assez vigoureux pour s'échapper à une distance de plusieurs cellules de la branche mère. Dans chacune des cellules intéressées, au contraire, on a la même disposition coralloïde que celle dont nous venons d'expliquer la formation.

A partir de ce moment, il va à nouveau se produire ce que nous avons plus haut constaté au sujet de la formation des pseudorhizomorphes. Un premier chemin étant tracé au travers des dépressions, les digitations de la lame mycélienne placée en amont vont tendre à s'engager dans ce chemin pour venir s'étaler sur la deuxième cellule. Il en résultera que, à un moment donné, une série de cellules juxtaposées bout à bout pourront être recouvertes d'un même ensemble mycélien plus ou moins coralloïde que l'on pourrait considérer comme le résultat d'une seule venue, comme le résultat du développement progressif, non interrompu d'une branche mycélienne.

Nous venons de parler de la formation de palmettes sessiles développées au-dessus des cellules sur le bord immédiat des quelles cheminait le mycélium d'où elles sont issues. Mais on peut voir aussi, quoique bien plus rarement il est vrai, se développer des palmettes pédonculées (*7 fig. 9*). On verra alors que le pédoncule se trouve placé au-dessus d'une dépression intercellulaire normale ou presque au filament mère. La ramification s'est tout d'abord engagée dans ce chemin naturel grâce auquel

formation de volumineuses palmettes d'autant plus irrégulières qu'il pourra y avoir confluence de cordons venant de directions opposées.

Cette influence des nervures se remarque aussi sur la face intérieure. Si dans les régions internerviennes il n'y a pas d'orientation réglée à l'avance, dans les régions nerviennes au contraire la marche de la palmellisation est liée à la forme des éléments épidermiques.

Remarquons en passant que les cellules épidermiques supranerviennes sont à contours rectilignes alors qu'elles sont flexueuses par ailleurs. Chez le Poirier au contraire elles sont partout rectilignes.

terminé leur croissance, le soulèvement cuticulaire est réglé par l'arrangement même des cellules épidermiques.

Il y a donc là deux aspects du thalle qui paraissent bien distincts au premier abord. La différence n'est au fond pas aussi grande qu'on pourrait le croire. Les fig. 5 et 2 (pl. XVI) ne représentent en réalité que les deux cas extrêmes ; tous les intermédiaires peuvent s'observer.

Revenons maintenant au *Fusicladium pyrinum*. Il semble résulter de l'examen des fig. 2 et 3 pl. XV que des palmettes comparables à celles du *Fusicladium dendriticum* se développent à un moment donné. On est néanmoins tout de suite frappé par la bien plus grande régularité de ces ensembles arbusculeux (comparer avec 6 fig. 9 la fig. 4. pl. XVII). Les terminaisons ultimes de ces arbuscules sont arrondies et il y a une apparence de dichotomie absolument comme dans les fulcres de diverses Erysiphées. (*Podosphæra*, *Microsphæra*).

Cette disposition est très visible sur la planche XVII où l'on a figuré des portions d'arbuscules vues à un très fort grossissement.

Remarquons tout d'abord leur situation. Les fig. 5, 6, 7 et 8 montrent que cette situation est la même que celle des palmettes du *Fusicladium dendriticum*. Ces arbuscules se montrent de préférence au-dessus des cellules épidermiques, qu'ils soient issus de filaments cheminant parallèlement à ces cellules (fig. 7) ou orientés d'une autre façon (fig. 5, 6, 8.) La fig. 5 est tout particulièrement intéressante à observer : un filament mycélien cheminant dans l'axe d'une dépression intercellulaire est arrivé à un point de bifurcation de la vallée et il a envoyé dans chacune des nouvelles dépressions deux rameaux *vv* ; il s'est bifurqué tout comme le chemin suivi. Sur le flanc de la cellule un petit arbuscule est né dont les rameaux se montrent bifurqués. C'est là une disposition analogue à certaines sommités florales où l'axe se termine par une fleur qui en limite l'allongement, après quoi deux rameaux basilaires se développent pour accroître l'inflorescence. Il s'agit en somme d'une cyme, et la portion *f* superposée à l'axe correspond précisément à un arrêt de développement ; c'est une portion fructifère alors que les rameaux *vv* sont pour l'instant végétatifs.

Cette formation de cyme bipare n'est pas la règle ; il s'agit tout simplement d'un facies motivé par les conditions physiques du milieu.

Dans la fig. 4, l'ensemble fructifère que nous comparons à une fleur ou à un groupe de fleurs est terminal ; il est intercalaire dans les fig. 1 et 3. En 3 et 4 nous avons un arbuscule en rosette, sensiblement symétrique par rapport à l'axe d'insertion. Ailleurs cette symétrie disparaît, l'arbuscule peut être dissocié (fig. 2) ;

il peut même être mixte, partie fructifère, partie végétatif comme dans la fig. 8 où les rameaux / venant buter contre les cellules voisines, normalement à leur cloison, ne s'allongeront plus, alors que le rameau *v* continue à croître végétativement en se recourbant, de façon à longer la vallée intercellulaire.

Il s'agit là d'ensembles fructifères ; la fig. 3 montre à l'extrémité de chacune des dernières ramifications groupées par deux la projection d'un conidiophore dressé normalement au substratum ; les fig. 1 et 2 montrent de même la différenciation des extrémités qui s'isolent par une cloison, à la base de la dichotomie, pour se relever ensuite verticalement comme nous le montreront les coupes transversales.

La fructification s'accomplit différemment chez le *Fusicladium dendriticum* (pl. XVI).

Tandis que chez le *Fusicladium pyrinum* les amas de conidiophores sont terminaux, ils sont plutôt intercalaires chez le *Fusicladium dendriticum*. On les voit bien se montrer parfois à l'extrémité de courts rameaux nés d'une de ces dilatations que l'on rencontre ça et là sur le parcours des filaments mycéliens (2 fig. 9), dilatations qui ont d'ailleurs été terminales à l'origine, si elles se montrent plus tard intercalaires par suite d'une reprise de développement. Mais cette situation dont nous avons représenté un exemple fig. 3, pl. XVI doit être regardée comme exceptionnelle.

On peut les rencontrer aussi groupés en nombre plus ou moins considérable au-dessus des amas palmelloïdes dont nous avons longuement étudié le développement et l'on pourrait même conclure de l'examen de la fig. 4 par exemple que le mode de développement est identique. Il n'en est rien cependant.

Que l'on examine les fig. 5 et 6, et l'on verra ces conidiophores naître isolément au-dessus des cordons mycéliens ; sur la fig. 7 on les voit au contraire groupés en nombre relativement considérable, en *a* surtout où ils sont distribués régulièrement autour d'un axe commun.

L'étude attentive du développement montre qu'au-dessus des filaments mycéliens des bourgeons naissent qui, par suite de la pression cuticulaire, se retournent bientôt au-dessus du mycélium d'où ils sont issus (fig. 8). Ces bourgeons sont le point de départ parfois d'un seul conidiophore, plus souvent de toute une série.

Le bourgeon *a* désormais couché sur le cordon (ou sur la palmette, car le mode de formation est le même) se développe en un rameau qui grossit rapidement pour se retourner habituellement sur lui-même (*b*) et arriver finalement à former une masse irrégulière qui n'aura plus qu'à bourgeonner pour donner les conidiophores (fig. 9 et 10). Selon la vigueur du mycélium, selon

Comme nous l'a appris l'examen des coupes tangentielles, les filaments mycéliens du *Fusicladium pyrinum* ont une grande tendance à cheminer dans les dépressions intercellulaires (fig. B. pl. XVIII). C'est dans l'axe même de ces dépressions (1 *a* ; voir aussi fig. A. 5, pl. XIX) ou à leur voisinage immédiat (1 *b*) qu'on les rencontre à peu près toujours dès le début ; mais plus tard on en rencontrera aussi de groupés en nombre variable, serrés les uns contre les autres sur le dos même des cellules épidermiques (1 *c*, *d*). Dans l'axe des dépressions, la section du tube mycélien est arrondie (*a*) et il en est souvent de même lorsque deux filaments cheminent parallèlement, l'un à droite, l'autre à gauche de la dite dépression (*b*). Inutile de dire que la pression réciproque des filaments superposés aux cellules modifie cette forme normale ; cela est indépendant du substratum, bien que la conséquence d'une difficulté de cheminement qui fait se ramifier beaucoup le mycélium, les diverses ramifications tendant à rester associées.

Ailleurs le tube mycélien chemine sur le flanc des cellules, à une certaine distance de la dépression (fig. 2). Si la section en était circulaire au début, ce tube n'en a pas moins une tendance à glisser vers le fond de la dépression, ce qui est la cause d'une déformation parfois très accentuée.

Nous avons longuement parlé de la difficulté de traversée des dépressions intercellulaires ; la fig. 4 le montre bien par l'étranglement très accusé du filament vu de face cette fois et non plus de profil comme précédemment. On voit que la cause de cet étranglement réside surtout dans le prolongement de la cuticule en face de la dépression. La fig. 6 montre d'ailleurs que cette même particularité de structure arrête la lame mycélienne développée sur l'une des cellules adjacentes.

Le *Fusicladium dendriticum* ne montre plus cette tendance presque exclusive de progression dans les chemins naturels (A, pl. XVIII). La fig. 2 représentant une coupe faite dans une tache très jeune laisse voir du mycélium dans toutes les situations. La fig. 1 est également la représentation d'une coupe pratiquée à la périphérie de jeunes taches ; on voit malgré cet état de jeunesse une association des filaments mycéliens en cordon ; c'est la coupe d'un de ces pseudorhizomorphes dont nous avons étudié le développement sur les coupes tangentielles.

Toutes les autres coupes de la série A (*Fusicladium dendriticum*) représentent le mycélium vu de face ou sectionné obliquement. Un fait est à noter dès maintenant, c'est qu'à peu près partout, ces filaments mycéliens, au lieu d'être lisses sur la partie adhérente au substratum, se montrent au contraire variqueux. En face des dépressions qui malgré tout sont difficiles à traverser et sont une cause d'arrêt de développement (fig. 12) le mycé-

aussi la plus ou moins grande facilité de soulèvement de l'obstacle cuticulaire, cette *masse fructigène* sera plus ou moins volumineuse et plus ou moins mamelonnée ; lisse dans certains cas elle prendra ailleurs un aspect cérébroïde des plus curieux. On conçoit donc qu'il puisse s'en dégager par un nouveau bourgeonnement une plus ou moins grande quantité de conidiophores (C, fig. 10), ce nombre pouvant se réduire à l'unité comme nous l'avons déjà vu (fig. 5 et 6).

Si les coupes tangentielles peuvent suffire à la rigueur pour déterminer l'emplacement exact du mycélium, les coupes transversales ne s'en imposent pas moins, ne serait-ce que pour contrôler les données fournies par l'examen en surface. La planche XVIII représente précisément une série de coupes transversales de feuilles de Pommier en A, de Poirier en B.

Tous les auteurs, sauf Scribner et Dangeard (1) (*voir Introduction*) nous parlent d'un mycélium profond.

« Quand les spores germent, dit Prillieux, (2) le tube qu'elles émettent, après avoir glissé quelque temps sur l'épiderme, perce l'une de ses cellules et pénètre dans son intérieur, puis continue de croître sous forme de mycélium tant dans l'épiderme même que dans les autres tissus voisins de la surface.

Les cellules de l'épiderme où entrent les tubes de germination se distinguent aisément des autres ; leur contenu devient trouble et se colore en brun.

Le mycélium qui se développe d'abord dans les cellules épidermiques et se répand dans les tissus voisins, sans jamais pénétrer profondément, regagne ensuite la surface des organes et produit en dehors des filaments sporifères. Il est formé de cellules petites et courtes qui bien souvent se pressent les unes contre les autres en assez grand nombre et forment des amas d'où naissent des touffes de filaments sporifères ; mais parfois aussi elles se développent en file et s'étendent soit à l'intérieur des cellules dont elles percent les parois, soit à l'extérieur » (loc. cit. p. 35).

Il résulte au contraire de nos observations que *le thalle est et reste subcuticulaire* (3).

(1) Voglino indique également la situation sous cuticulaire du mycélium, mais pour lui, les cellules épidermiques seraient également envahies dans leur contenu (*La Ticchiolatura o Brusone del melo*, 1895).

(2) Les Tavelures et les crevasses des Poires (in *Ann. Inst. Agronom.* 1879).

(3) On peut employer le rouge de ruthénium avec avantage pour mettre le mycélium bien en évidence. Le réactif se fixant non seulement au dessous des filaments, mais aussi à l'extérieur, exception faite pour une mince lame superficielle, on pourrait conclure à l'immersion du thalle dans la portion non cutinisée de la membrane. La coloration par le soudan de toute la portion extérieure au mycélium prouve au contraire qu'il est bien situé entre la cuticule et la couche sous-jacente.

lien en train de soulever la cuticule peut émettre des ramifications qui tendent à s'engager dans les cloisons épidermiques latérales (fig. 6 et 8).

Ce n'est pas là d'ailleurs un fait particulier au *Fusicladium dendriticum*. Cette tendance à la pénétration verticale est même plus accentuée encore chez le *Fusicladium pyrinum*. (B). Les fig. 8 et 9 montrent précisément des filaments issus du thalle sous-cuticulaire enfouis dans les tissus jusqu'au niveau inférieur des cellules épidermiques. Qu'on n'en conclue pas pour cela que le mycélium est devenu intracellulaire ; il s'agit d'un simple glissement dans l'épaisseur même des cloisons verticales.

Il faut noter aussi chez le *Fusicladium dendriticum* la formation de rameaux nettement inférieurs au filament mère (fig. 6), ce que nous n'avons jamais constaté chez le *Fusicladium pyrinum* : ici les rameaux tendent à s'écarter de la branche mère, ils resteront plutôt accolés chez le *Fusicladium dendriticum*.

Les coupes tangentielles nous ont montré que les fructifications du *Fusicladium dendriticum* apparaissent en groupe au-dessus des filaments végétatifs. Les fig. 3, 4, 5 montrent précisément quelques-uns de ces ensembles fructifères. Les exemples représentés ont été choisis à dessein pour bien montrer que les amas de fructifications sont ou bien intercalaires (fig. 5) ou bien subterminaux (fig. 3 et 4) ; subterminaux et non terminaux, puisque le filament végétatif qui sert de support continue à s'allonger pendant que les fructifications se développent et même postérieurement à leur développement. Quant aux fig. 10 et 11, représentant l'une une coupe axiale (11 l'autre une coupe oblique (10), elles correspondent au début même de la fructification. L'épais et court rameau supérieur situé immédiatement au-dessous de la cuticule n'est autre chose que le rameau générateur des conidiophores dont nous avons déjà suivi l'évolution sur les coupes tangentielles, (pl. XVI).

Il résulte donc de ce que nous venons de voir et de ce que les coupes tangentielles nous ont appris, que les conidiophores sont toujours le résultat d'un bourgeonnement du thalle végétatif, mais que ce bourgeonnement est direct (2, 4, 5) ou indirect (10, 11). Pour simplifier, nous n'avons représenté en section transversale que des cas de bourgeonnement direct (en plus des fig. 3, 4 et 5, les fig. 7 et 7 a montrent bien l'insertion directe du conidiophore sur le filament végétatif), mais les coupes tangentielles nous ont montré assez nettement la constitution d'un intermédiaire entre les conidiophores et la portion purement végétative du thalle (voir notamment fig. 8, 9 et 10, pl. XVI).

Nous avons peu de chose à dire au sujet de la fructification du *Fusicladium pyrinum*. Les coupes tangentielles nous ont appris que la fructification était terminale, que les conidio-

phores consistaient simplement en un redressement des extrémités dichotomes de ces curieux arbuscules représentés sur la planche XV (fig. 2 et 3). Les coupes transversales ne font que confirmer ce fait, puisque les conidiophores se montrent (sur les jeunes taches s'entend) directement superposés à la membrane des cellules épidermiques et que, à peu près toujours, ils se montrent groupés par deux. Il est d'ailleurs possible de saisir sur ces mêmes coupes transversales, la bifurcation et le retournement des extrémités fructifères (fig. 3).

Il y a là on le voit une différence très nette entre *Fusicladium pyrinum* et *Fusicladium dendriticum* (1). Les figures 10 (A et B) permettent de saisir cette différence dans l'assiette et le groupement des conidiophores (2).

Nous n'avons parlé jusqu'ici que du mycélium développé sur les feuilles, mais tous les organes aériens peuvent être envahis.

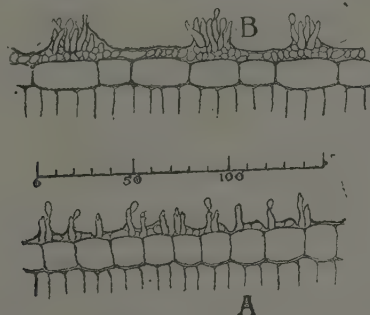


Fig. 10. — Coupes transversales de feuilles de poirier (A) et de pommier (B) montrant les différences dans le groupement des conidiophores 1/2 schém.

Nous n'avons parlé que du limbe foliaire, mais on observe aussi chez le poirier comme chez le pommier de fréquentes invasions du pétiole. Le pétiole ne peut être considéré que comme une exagération des nervures foliaires. Les cellules épidermiques sont plus petites, plus extérieurement convexes ; il en résulte que sur les coupes tangentielles, le mycélium ne

(1) On pourrait rapprocher ces faits de l'évolution des rhizomes : rhizomes déterminés (redressement du sommet, pour le *F. pyrinum*, indéterminés, (fructification d'origine adventive) pour le *F. dendriticum*.

(2) Les fructifications du *F. pyrinum* sont diffuses : celles du *F. dendriticum* sont groupées. La sortie des conidiophores se faisant dans les deux cas par éclatement de la cuticule, il en résulte que si les fructifications du *F. pyrinum* sont vraiment hyphomycétielles, on a, dans la Tavelure du Pommier une disposition acervuliforme comme dans les mélanconiales. On ne peut que rapprocher le *F. dendriticum* du *Masonia Rosae*, cela d'autant mieux que le thalle végétatif est pseudorhizomorphique dans les deux cas.

Déjà dans la feuille nous avons vu que parfois, exceptionnellement il est vrai, des ramifications pouvaient s'engager au sein des cloisons épidermiques. Ce fait devient la règle dans le fruit. Nous en avons représenté quelques exemples empruntés au *Fusicladium pyrinum* (B, fig. 1, 2, 3, 4, 5, pl. XIX). Nous y reviendrons d'ailleurs longuement dans un autre chapitre.

Cela tient à trois causes :

1° Plus grande richesse du fruit en principes nutritifs ;

2° Moins facile déperdition de l'eau ;

3° Plus grande résistance de la cuticule qui pressant sur le mycélium le force en quelque sorte à pénétrer verticalement.

Quoiqu'il en soit, à un moment donné, un abondant mycélium se trouve engagé dans la portion interne du mésocarpe. Ce mycélium interne a toujours une grande tendance à s'étendre horizontalement, tout comme le thalle sous cuticulaire d'où il est issu (fig. 3). Il peut même en arriver à s'étendre plus activement que ce dernier, à tel point que sur de simples coupes transversales (fig. 2) il semble que la portion externe n'existe pas ; les coupes en série deviennent alors nécessaires pour voir la réalité de la communication. Cela tient à ce que les couches extérieures, qui peuvent d'ailleurs se réduire à l'épiderme (fig. 3) se dessèchent facilement à partir du moment où la cuticule s'est rompue. Le thalle sous cuticulaire qui ne peut pas vivre en saprophyte se trouve désormais arrêté dans sa marche, alors que peut continuer l'évolution de la portion mycélienne plus profonde.

Le mycélium interne tend, nous venons de le dire, à progresser horizontalement (1) tout comme le mycélium superficiel. Mais dans ce premier cas, toute la masse du substratum était capable d'être digérée ou mécaniquement traversée, constituée qu'elle est par une lame somme toute régulière quant à l'ensemble. Il n'en est plus de même à l'intérieur ; les cellules du mésocarpe ne sont plus régulièrement associées comme les cellules épidermiques ; elles ne sont pas empilées en séries radiales, le mésocarpe n'est plus décomposable en strates régulièrement parallèles, concentriques. Cette différence d'architecture doit nécessairement retentir sur la morphologie du thalle.

Les coupes tangentielles et mieux encore les dissociations montrent de notables différences entre les filaments mycéliens sous cuticulaires et les filaments internes (pl. XX).

Un fait frappe tout d'abord, c'est la constitution articulaire de ce mycélium interne qui en arrive de très bonne heure à constituer des plaques pseudoparenchymateuses pleines ou réticulées. C'est chez le *Fusicladium pyrinum* que cette réticu-

(1) Cette tentative est, on le verra plus loin, bien plus prononcée chez le Pommier que chez le Poirier (voir § 4 et § 5).

peut que présenter dans cette région une exagération des caractères déterminés par la structure rapprochée des parties supranerviennes. Les taches sont plus localisées, moins étendues, mais les filaments mycéliens s'y montrent plus serrés qu'ailleurs, les pseudorhizomorphes et plus encore les palmettes s'y exagèrent. Il y a une raison à cela, c'est que la cuticule se décolle avec moins de facilité de la couche cellulosique sous-jacente et que, plus encore que dans le limbe, elle épouse le contour des cellules épidermiques (A, fig. 2, pl. XIX).

Sur le limbe (fig. 1) comme sur le pétiole (fig. 2) la cuticule toujours relativement mince est soulevée directement ; il s'agit d'un phénomène purement physique. Dans le fruit au contraire (pl. XIX, A, fig. 3 et 4), la cuticule est, chez la pomme par exemple, extrêmement épaisse, ce qui lui permet de résister à la pression exercée par le mycélium sous-jacent ; ce dernier ne pourra en avoir raison qu'en l'amincissant par corrosion progressive.

Ce travail chimique exigera nécessairement un temps assez long pour s'accomplir ; il en résultera la production de nombreuses ramifications dont les unes s'accrocheront au filament mère pour augmenter la surface d'action, alors que les autres remonteront au dessus pour arriver à la formation de véritables plaques de pseudoparenchyme. C'est donc dans le fruit que les pseudorhizomorphes et plus encore les palmettes se développeront avec le plus de fréquence (voir la fig. 4, pl. XV, appartenant au *Fusicladium dendriticum*) ; c'est là aussi que le thalle prendra la plus grande épaisseur.

Il pourrait sembler au premier abord que ces deux tendances devraient s'exclure ; il n'en est rien ; elles dépendent au contraire l'une de l'autre. Par suite de la grande épaisseur de la cuticule et de la forte convexité habituelle des éléments épidermiques, les premiers filaments mycéliens se trouvent arrêtés ou tout au moins retardés dans leur extension horizontale ; la poussée protoplasmique se retourne alors en arrière, sur les côtés, de façon à provoquer la formation de ramifications latérales qui tendront naturellement à profiter du chemin tracé ; mais l'élargissement de ce chemin sera rendu difficile et lent pour la raison que nous venons de donner au sujet de l'avancement du mycélium. Il sera donc tout naturel de voir ces ramifications se ramifier à leur tour ou même se relever elles-mêmes pour cheminer au dessus des éléments mères qui peu à peu diminuent la résistance opposée par la cuticule. Il en résulte la formation d'un stroma qui finira par rompre l'obstacle cuticulaire et pourra alors fructifier aisément. Il s'agira dans ce cas d'un simple bourgeonnement vertical et nous n'observerons plus entre les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* les différences plus haut notées.

lation est la plus nette, la vue en plan, montrant, au moins à la fin de la végétation, une association d'articles mycéliens plus ou moins irrégulièrement arrondis (fig. 9). Chez le *Fusicladium dendriticum* (fig 2) les articles sont beaucoup plus irréguliers et de même que sous la cuticule il tend à se former de bonne heure des plaques à plusieurs assises, de même ici les cellules mycéliennes manifestement plus lobées que chez l'espèce précédente, se montrent enchevêtrées sur plusieurs plans, ce qui donne à l'ensemble une aspect tout particulier. Il est possible de s'assurer (fig. 3) que de pareils ensembles ont la valeur des palmettes supraépidermiques dont nous avons suivi d'autre part le développement (fig. 7 et 8).

Il faut néanmoins reconnaître que tous les intermédiaires existent entre ces deux types extrêmes et la fig. 4 appartenant au *Fusicladium dendriticum* comme les autres figures de la planche XX, montre précisément l'un de ces intermédiaires particulièrement intéressant.

Comme le montre clairement le schéma représenté en bas et à gauche de la fig. 4, cet ensemble résulte de la confluence de quatre portions mycéliennes distinctes A, B, C, D, les points de juxtaposition *b*, *c*, *d*, *e* restant longtemps visibles par la présence de filaments relativement très grêles qui plus tard se renfleront et pourront même arriver à se ramifier de façon à former une plaque continue dont on voit le début dans la région *a*.

Les fig. 5, 6, 7, 8 permettent d'ailleurs de suivre cette évolution des articles. Déjà dans la fig. 4 on voit qu'en même temps que des files de cellules plus grêles *v* et *v'* agrandissent le champ d'action du mycélium, de véritables digitations se développent pour accroître latéralement la lame de stroma. Les digitations sont encore plus nettes dans la fig. 6 ; nous ne pouvons les considérer que comme des ébauches de ramification des cellules stromatiques associées en filaments ou cordons. Il n'y a pas d'ailleurs que sur le côté des filaments ou cordons qu'on les rencontre ; les extrémités (fig. 8) peuvent développer de pareilles hernies grâce auxquelles la progression sera facilitée. Ce sont là des tentatives de ramifications déterminées par la difficulté d'expansion.

D'ailleurs, au lieu d'être ainsi dentés en scie, les articles mycéliens latéraux ou terminaux se montrent fréquemment dichotomisés ou irrégulièrement lobés, les lobes restant accolés ou s'écartant de façon à former entre eux un angle toujours aigu. La valeur de ces lobes est la même que celle des digitations ; chacun d'eux n'est autre chose qu'un vrai rameau. Ce rameau peut d'ailleurs se différencier réellement, c'est à dire qu'une cloison peut apparaître à la base de chacun des lobes capable d'évoluer ensuite comme l'article mère, de se lobar à son tour.

Il en résulte un agrandissement progressif du stroma par une sorte de bourgeonnement de ses éléments constituants, bourgeonnement qui peut se faire dans un même plan ou dans des plans différents (voir un début, fig. 7).

Que l'obstacle se laisse facilement franchir, de véritables ramifications naîtront qui pourront ou s'allonger parallèlement, ou bien s'étendre en divergeant (fig. 5), de façon à accroître l'aire parasitée, ou bien se retourner au dessus du mycélium mère, de manière à constituer des cordons susceptibles de devenir plus tard des lames.

La fig. 8 est particulièrement intéressante au sujet de ces ramifications dont le dessin ne montre qu'imparfaitement la disposition relative. Elles ne sont ni associées en lames, c'est à dire accolées, ni directement superposées, mais régulièrement disposées en hélice. Il est infiniment probable que la progression de l'ensemble se fait par un mouvement de vrille, progression d'ailleurs facilitée par les digitations de l'extrême sommet.

Il va sans dire que fatalement les tissus extérieurs tués et desséchés sont destinés à s'exfolier de bonne heure. C'est à ce moment que les fructifications pourront se faire jour et la fig. 3 montre précisément la projection d'un amas de conidiophores C sur un de ces ensembles stromatiques complexes, de constitution palmelloïde dans le cas particulier.

Sorauer qui s'est occupé de la Tavelure des pommes, affection qu'il désigne sous le nom de « Maladie des taches de rouille » (*Rostflecken*) a bien vu ce mycélium articulaire dont nous venons de parler, mais ses conclusions sont bien différentes des nôtres : pour lui, « le mycélium s'étend sur les pommes dans les cellules épidermiques et presque exclusivement dans cette assise en y formant des pelotons de pseudoparenchyme qui brunissent bientôt. La cuticule épidermique d'abord percée par un certain nombre de filaments distincts disparaît complètement et les fructifications apparaissent sur ces taches qui à l'état stérile étaient connus sous le nom de *Spilocœa Pomii*, Fr.

(*Ueber die Entstehung der Rostflecken auf den Früchten der Kersobstes* (Versamml. deutscher naturforscher und Ärzte 1874. — Bot Zeit, 1875).

D'après Frank (*Pflanzenkrankheiten*) le stroma précédent peut ne pas fructifier, mais ses différentes cellules s'arrondissent plus ou moins et en s'isolant deviennent noirâtres et susceptibles de germer (1). Lorsque d'autres conditions sont réalisées, quand l'air est humide, le *Fusicladium* apparaît (Voir Costantin, *Les mucédinées simples*).

D'autre part Dangeard a cultivé des sections de pommes chancreuses. Il a vu alors des chapelets de cellules noires, à mem-

(1) C'est également l'opinion de Voglino (op. cit. p. 5.)

brane épaisse, qui se détachaient et donnaient naissance à de nouveaux éléments arrondis, libres ou associés, se cloisonnant et bourgeonnant activement (op. cit. pl. 12).

Nous avons vainement cherché à vérifier les observations de Frank et de Dangeard. Des fragments de pommes remplies de stroma ont été placés en chambre humide. Ils nous ont toujours montré des articles qui ou bien restaient stériles, ou bien évoluaient en conidiophores. Parfois il est vrai, certains de ces conidiophores retournaient à l'état végétatif (voir plus loin § 6, A) mais jamais nous ne les avons vu germer en filaments mycéliens proprement dits et jamais non plus nous n'avons pu constater d'évolution dans le sens indiqué par Dangeard. Ces sections toujours infectées par des saprophytes et notamment par le *Cladosporium herbarum* si répandu, montrent bien souvent des chapelets de cellules arrondies, bourgeonnantes et facilement dissociables. Il s'agit en l'espèce d'un organisme étranger. le *Dermatium pullulans* et non du *Fusicladium dendriticum*.

L'assertion de Frank doit néanmoins être considérée comme se rapprochant de la vérité en ce sens que la structure articulaire dont nous venons de parler correspond à un véritable enkystement. Les articles trapus, enveloppés d'une membrane relativement très épaisse et brune, diffèrent du mycélium normal qui lui est incolore ou presque ; d'ailleurs les filaments grêles (v. fig. 4) que l'on trouve parfois ça et là en relation immédiate avec les articles sont eux aussi incolores ; ils constituent le seul mycélium absorbant dans la région.

La structure articulaire correspond donc à une forme de repos capable d'évoluer en conidiophores lorsque les circonstances le permettent.

L'enkystement peut être évidemment plus ou moins complet, et plus ou moins rapide, ce qui paraît d'ailleurs attesté par la présence de digitations terminales ou latérales (fig. 6 et 7) que nous n'avons rencontrées que chez le *Fusicladium dendriticum*. Doit-on les considérer comme un indice de reprise de développement, ou bien comme la preuve d'une continuité de progression après le début de l'enkystement. La membrane d'enveloppe étant à peu près partout de la même couleur et de la même épaisseur, nous sommes amenés à conclure que l'enkystement s'est étendu jusque dans la portion digitée. Ces digitations sont un indice de difficulté de progression ; cette progression s'est arrêtée à un moment donné et le repos est arrivé avant même que la poussée protoplasmique ait régularisé le dernier article mycélien sur lequel elles apparaissent constamment.

Bien que de peu d'importance peut-être, il y a là une différence intéressante entre les mycéliums des deux espèces affines (*Fusicladium dendriticum* et *pyrinum*) Nous nous les expliquons plus loin, quand nous verrons que dans le fruit l'allure

générale du thalle des deux espèces est différente ; à un moment donné celui du *Fusicladium pyrinum* tend plutôt à s'étendre en profondeur, celui du *Fusicladium dendriticum* tend constamment à s'étendre en surface. Nous verrons ensuite que l'allure générale est inverse dans la tige.

§ 3. — ETUDE DE LA TAVELURE DANS LA FEUILLE

(PLANCHES XXI et FIG. 11 à 14)

C'est tout d'abord sur la feuille que la Tavelure apparaît. Chez le Pommier, nous l'avons vu, elle se montre tout d'abord sur la face supérieure; ce n'est qu'exceptionnellement qu'elle apparaît à la page inférieure. L'inverse a lieu chez le Poirier.

Quel que soit le cas, le mycélium reste toujours localisé dans la membrane épidermique au-dessous de la cuticule. Il peut, malgré cela, si son extension est rapide, provoquer la dessiccation locale du parenchyme. Habituellement, cependant, son évolution est assez lente pour que la feuille tire à mesure du rameau la quantité d'eau nécessaire à contrebalancer l'exagération de transpiration résultant du décollement d'abord, puis de la rupture de la cuticule. Il y aura, d'ailleurs, si l'activité vitale des tissus foliaires est proportionnellement plus grande que celle du mycélium, formation de liège remplaçant la cuticule dans son rôle modérateur de la sortie de l'eau.

Cela se constate surtout dans les variétés américaines de Pommier à feuilles épaisses qui réagissent tout d'abord en aug-

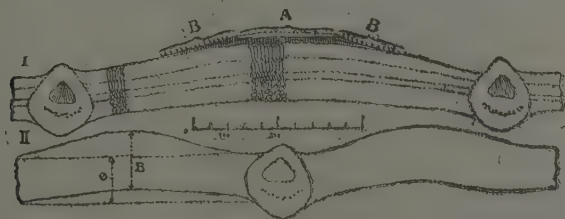


FIG. 11. — 1 et 2, Coupes transversales de feuilles de pommier attaquées par *Fusicladium dendriticum*.

1. — A, région centrale ayant subi la desquamation. B, région périphérique à conidiophores.

2. — Indication de l'hypertrophie : c, épaisseur normale ; E, épaisseur de la portion malade $\frac{c}{E} = \frac{5.5}{7}$

mentant d'une façon très notable la dimension de leurs cellules. L'hypertrophie est même telle dans les régions intéressées par le mycélium que de véritables cloques, des boursoufflures volumineuses apparaissent (fig. 11).

Les cloquent se forment souvent entre deux nervures ; elles se montrent alors sous la forme de simples bulles. D'autre fois, l'hypertrophie englobe des nervures ; elle est alors irrégulière, la feuille se gondole en raison de la différence d'hypertrophie des tissus ; on conçoit aisément que les parenchymes des nervures s'accroissent bien moins que les éléments du mésophylle.

L'hypertrophie peut intéresser tous les tissus comme le montrent les figures 1 et 2 pl. XXI (fig. 1, feuille saine, fig. 2, feuille malade), de telle façon que l'épaisseur totale de l'organe s'accroît non pas précisément par multiplication de ses éléments constitutants, mais plutôt par accroissement de chacun d'eux. La feuille tend à devenir charnue, il semble qu'elle cherche à se gorger d'eau de façon à résister à l'augmentation de transpiration résultant de l'implantation du parasite. Comme dans les organes charnus normaux, les parenchymes ont une tendance à perdre leur hétérogénéité normale, originelle. On en a une preuve dans ce fait que du côté supérieur la 3^e assise, toujours assez peu différenciée en palissade d'ailleurs (C. fig.1) prend encore davantage les caractères du parenchyme lacuneux dans la feuille malade (C. fig. 2.) Par contre, les deux premières assises

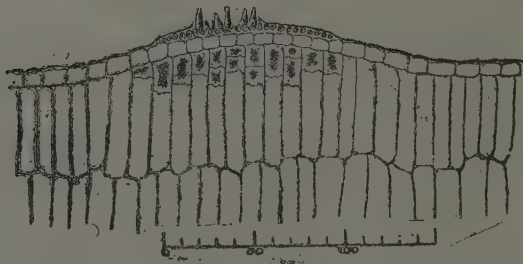


FIG. 12. — Coupe transversale de feuille de pommier montrant l'étirement de la palissade externe.

palissadiques s'exagèrent dans leurs caractères originels. Il arrive même souvent que l'hypertrophie se localise à ces éléments, cela du moins lorsque le mycélium se trouve à son tour localisé sur la page supérieure, cas le plus fréquent chez le Pommier. Il est naturel de voir dans ce cas la palissade externe se développer le plus (fig. 12). Cela n'est pas forcé cependant ; il peut se faire que ce soit au contraire la deuxième qui présente l'allongement maximum (B, fig. 2 et 2 a pl. XXI). Tout dépend de la rapidité d'action du mycélium. Si le mycélium se développe très rapidement, les cellules palissadiques externes sont trop vite épuisées et c'est dans les éléments sous-jacents que l'excitation parasitaire aura le plus de répercussion.

Lorsque le mycélium se trouve du côté inférieur, comme c'est

le cas de beaucoup le plus fréquent chez le Poirier, les tissus supérieurs ne sont jamais excités de façon appréciable. Il n'y a plus de cloques véritables ; les feuilles du poirier paraissent fréquemment gondolées, mais cela tient tout simplement à ce fait que l'invasion se produisant de très bonne heure, l'accroissement des cellules épidermiques inférieures se trouve au contraire retardé, ce qui force le restant de la feuille qui lui s'accroît à s'incurver sous peine de décollement mécanique. Les bulles sont donc ici le résultat d'un arrêt de développement, plutôt que d'une hypertrophie. Tout l'effort de la plante consiste à agrandir les cellules du parenchyme lacuneux, hypertrophie qui conduit à l'effacement des méats, à la réduction des lacunes, ce qui contribue encore à augmenter la carnosité de la feuille, à diminuer la transpiration.

Il n'y a donc pas à proprement parler de différence entre les deux cas ; avec l'invasion par la face inférieure l'hypertrophie peut simplement passer inaperçue quant à l'ensemble, parce que de grands vides restent, dont le comblement suffit et au-delà à l'emploi du surcroît d'énergie vitale provoquée par le parasitisme.

Avec l'attaque supérieure, d'ailleurs, chez le Pommier où les cloques abondent, et même chez le Poirier où elles sont plutôt rares, l'hypertrophie cellulaire des palissades ne consiste pas simplement dans un allongement vertical. Les coupes tangentielles montrent un accroissement périphérique conduisant encore à l'effacement des méats ; mais il s'agit là d'un effort de peu d'importance, vu l'exiguité des méats.

Du côté inférieur, au contraire, l'effort à déployer doit être bien plus considérable en raison de la grandeur des vides, de l'importance des lacunes ; c'est ce qui explique la non extériorisation de l'hypertrophie ; les coupes deviennent nécessaires pour l'apercevoir. Les cellules de bordure des lacunes s'agrandissent beaucoup vers les espaces vides ; elles peuvent même arriver à se segmenter (fig. 3 et 4. pl. XXI). leur sommet libre, arrondi, présente fréquemment, surtout chez le Poirier, de petites protubérances celluloseuses qui faciliteront la soudure lorsque le contact de ces divers éléments hypertrophiés pourra s'effectuer (fig. 5.) (1)

Nous avons dit plus haut que l'hypertrophie se localisait aux régions internerviennes. Il s'agissait des nervures assez grosses, bien visibles à l'œil nu. Quant aux ramifications dernières, le parenchyme superposé au faisceau peut réagir tout comme les parenchyms interfasciculaires. Les plus fines de ces ramifications, invisibles ou à peine visibles à l'œil nu, montrent encore des cellules chlorophylliennes arrondies au-dessous de l'épiderme ;

(1) Massart a observé des faits analogues dans le comblement de fissures traumatiques (op. cit. p. 43).

il s'agit d'un collenchyme incomplètement différencié (A. fig. 7). Sous l'action excitante du mycélium supraépidermique, ces cellules s'allongent parfois au point de prendre l'aspect de véritables palissadiques (A. fig. 6). Cela n'a rien d'extraordinaire lorsqu'on a remarqué que le mycélium s'amasse fréquemment en paquets de pseudoparenchyme dans ces régions déprimées ; il doit par ce fait même agir plus énergiquement encore que dans les parties planes ou bombées séparant les nervures les unes des autres.

Alors même que le collenchyme suprafasciculaire touchant l'épiderme serait bien différencié, il n'y aurait pas de raison pour qu'il ne participât pas à l'hypertrophie générale des tissus superficiels. La première assise souvent, la deuxième dans d'autres cas (A. fig. 8) peuvent encore s'allonger beaucoup dans la direction de l'épiderme, pour se cloisonner ensuite dans le sens tangentiel. Et l'on conçoit que la surface de la région primitivement concave puisse, en raison de cette forte réaction, se redresser au point de devenir plane ou même convexe.

La portion de feuille intéressée par le mycélium du parasite peut poursuivre le cours de son évolution sans paraître souffrir outre mesure ; elle est bien souvent capable de soutirer au rameau les matériaux nutritifs nécessaires à contrebalancer et au-

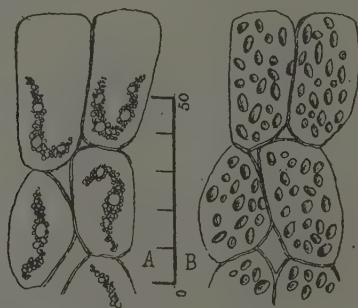


FIG. 13. — Quelques cellules mésophylliennes du pommier ; A, feuille tavelée ; B, feuille saine (facies chlorotique).

delà la quantité qui passe dans le thalle du parasite. Au-delà, puisque l'hypertrophie est fréquente.

Son travail physiologique subit néanmoins des modifications. Les coupes microscopiques montrent qu'il n'y a pas de parallélisme entre l'augmentation générale du volume de la cellule et le volume ou plutôt le nombre de chloroleucites. Ceux-ci ne paraissent pas capables de suivre l'accroissement de la cellule, soit par eux-mêmes, soit par multiplication. Bien au contraire, ils entrent fréquemment en voie de régression (fig. 13-A) pour

en arriver à s'associer dans chaque cellule en une masse granuleuse et jaunâtre qui est finalement remplacée par un nombre plus ou moins grand de gouttelettes d'hypochlorine. Ce sont là de simples caractères de la chlorose automnale ; comme dans ce cas, la décomposition sur place du pigment chlorophyllien d'abord, du substratum plasmique ensuite, n'est que le prélude de la dessiccation qui gagne peu à peu toute l'épaisseur du mésophylle, dans la région couverte par l'épiderme parasité.

Ce facies de la maladie que nous pouvons à son début désigner sous le nom de *facies chlorotique* n'est pas le seul.

La maladie se présente fréquemment, au moins chez le Pommier, sous le *facies anthocyanique*, cela presque uniquement mais non d'une manière exclusive, chez les variétés à fruit pigmenté. C'est un facies automnal, alors que le facies chlorotique est plutôt estival ou même printanier. Il est caractérisé par l'accumulation d'*anthocyane* dans les éléments sous épidermiques, sur le pourtour des taches (1) ou même au centre lorsque le mycélium est peu abondant sous la cuticule.

La production d'*anthocyane* est corrélative d'une régression des chloroleucites ; on sait d'ailleurs qu'il en est de même lors du rougissement automnal et souvent aussi dans le cas de rougissement accidentel non parasitaire. (2)

C'est un fait très remarquable que de voir l'*anthocyane* se développer en abondance dans les éléments palissadiques, dans le cas de faible attaque. Bien souvent, au-dessus des cellules rougies, les cellules épidermiques ne sont pas brunies, alors qu'elles le sont abondamment sur tout le pourtour (*fig 14*) là où le mycélium sous-cuticulaire est abondant. Il est à remarquer en outre que, fait singulier au moins en apparence, si dans les cellules à *anthocyane* les chloroleucites sont en voie de régression, ils paraissent intacts dans les palissades correspondant aux cellules épidermiques brunies. Dans un cas donc l'action du mycélium paraît s'exercer uniquement sur l'épiderme ; dans l'autre, cette action, quoique plus faible, s'exercerait au contraire sur les éléments sous-jacents, l'épiderme paraissant traversé sans modification aucune.

Remarquons, en outre, que si dans la *fig. 14*, l'*anthocyane* se montre dans les palissades intercalées entre deux régions directement intéressées par le mycélium, elle apparaît plus souvent

(1) Ce rougissement marginal a été signalé à propos du Black-Rot ; on peut d'ailleurs l'observer sur une foule de plantes attaquées par des champignons maculicoules (*Sphaerella Fragariae*, *Cercospora beticola*, *Asterula Beijerinckii*, etc.) ou des parasites animaux (*Tetranychus telarius* etc).

(2) On sait que ce phénomène peut être déterminé par les causes les plus variées : insolation vive, températures élevées, alternance de températures extrêmes (Bonnier), lésions naturelles ou expérimentales (Wiesner, Molisen, Polacci, Lindbauer, Mirande, Soursac, etc.)

encore, et pour le même motif sans doute, à la périphérie des taches de tavelure. Ici comme là, cette production d'anthocyane nous paraît bien être le résultat d'une excitation parasitaire. Or, le résultat le plus visible du parasitisme, c'est la dessiccation qui débute naturellement par l'épiderme. On pourrait peut-être admettre que cet épiderme desséché et plus moins affaissé puisse par cela même former un abri relatif pour les éléments sous-jacents. Mais le mycélium n'agit pas que sur les cellules épidermiques immédiatement sous-jacentes ; l'excitation se propage par rayonnement tout autour du point d'invasion en diminuant

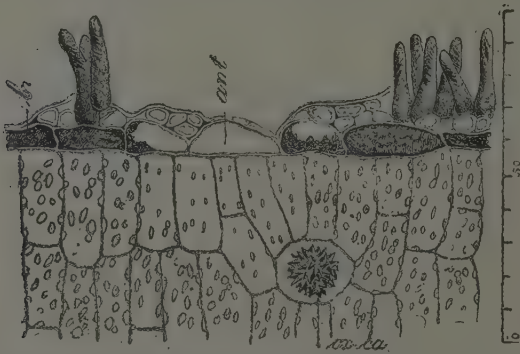


FIG. 14. — Coupe de feuille de Pommier sur le pourtour d'une plage tavelée
br, épiderme à contenu brun; ant, région à anthocyane; ox.ca, oursin d'oxalate
de calcium.

d'intensité à mesure qu'augmente l'éloignement. Admettons, pour un instant que l'excitation se résume en une accélération du phénomène transpiratoire, les éléments épidermiques d'abord et palissadiques ensuite, voisins du stroma mycélien, vont tendre à se vider rapidement de leur eau, plus rapidement que ceux plus malades protégés par l'épiderme mort.

L'anthocyane serait alors provoquée par le dessèchement. Jusqu'ici le phénomène n'a rien d'extraordinaire ; l'observation et l'expérience s'accordent pour permettre d'attribuer souvent le rougissement au manque d'eau (1), souvent mais non toujours, car dans bien des cas, la cause paraît inverse. (2)

Mais ce serait un fait vraiment curieux que de voir l'intensité d'un phénomène croître avec la diminution de la cause, cause initiale il est vrai. L'hypothèse que nous venons de formuler n'est cependant pas inadmissible, lorsque du moins le thalle

(1) Plantes des lieux frais ombragés cultivées en milieu sec, insolé.

(2) DANIEL. *La Théorie des capacités fonctionnelles*, p. 217.

sous-cuticulaire a partiellement disloqué la cuticule, car la cuticule normale doit jouer un rôle modérateur plus efficace que les cellules mortes, d'autant mieux que dans ce cas elle se trouve toujours plus ou moins séparée de la couche cellulosique, ce qui empêche son fonctionnement.

Mais dans le cas contraire, sur le pourtour des taches, là où la cuticule se maintient intacte, les cellules doivent moins garder leur eau que celles du centre de la tache. Le rougissement se produit cependant.

C'est que l'excitation du parasite tend, comme nous l'avons vu à provoquer la carnosité de la feuille et par suite l'afflux des principes nutritifs et de l'eau avec eux. N'est-ce pas dans ce supplément d'eau qu'il faudrait rechercher la cause véritable du rougissement ? Trop tôt disparu au centre de la tache par consommation et rejet, cet excédent se maintiendrait trop longtemps à la périphérie.

Dans ce cas donc, l'anthocyane serait provoquée, non par le dessèchement, comme dans l'hypothèse précédente, mais par un excès d'humidité, hypothèse toujours.

Ces faits trouveront leur explication lorsque nous saurons exactement ce qu'est l'anthocyane, quel est le processus chimique de sa formation.

Overton (1) a pu provoquer le rougissement en faisant absorber du glucose ; nous avons nous-mêmes réussi, dans des recherches inédites sur la conservation des fleurs, en faisant absorber d'autres sucres et notamment du saccharose à diverses plantes (*myosotis alpestris*, etc.) Overton conclut de ses essais que le rougissement observé à la suite d'alternances de température est provoqué par la formation en temps chaud d'un excès d'hydrates de carbone qui, ne pouvant émigrer assez rapidement lors du refroidissement nocturne, se combineraient aux tanins pour engendrer l'anthocyane.

Nous sommes donc, porté à admettre que sous l'action excitante du parasite, il y aurait apport dans la région parasitée d'hydrates de carbone qui ne trouveraient pas tous à s'utiliser dans l'hypertrophie et la cicatrisation dont nous étudierons plus loin le mécanisme. Il en serait de même lors du rougissement localisé de la feuille ou de l'axe, à la suite de blessures ou de piqûres d'insectes.

D'autre part, par l'incision annulaire, l'entaille ou le cassement des rameaux en cours de végétation, il est facile de provoquer le rougissement des feuilles situées *au-dessus* de la région lésée, ce que l'on peut expliquer, d'après la théorie d'Overton toujours, par l'impossibilité de descente des hydrates de carbone.

(1) Jahrbücher f. wiss. Bot. 1899.

Si cette théorie est bien exacte nous saisissons maintenant la cause intime du rougissement dans le cas qui nous occupe.

Il y a appels d'hydrates de carbone, la quantité qui arrive en un point donné est supérieure à la quantité susceptible d'être utilisée, ou plus tôt l'arrivée est plus rapide que l'utilisation : l'excès engendre la matière colorante. Nous voyons l'anthocyane autour des taches, dans les régions non directement intéressées par le mycélium, mais la tache progresse en même temps que l'hypertrophie s'étend et que se produisent les phénomènes cicatriciels.

Il y a donc déplacement centrifuge de la région à anthocyane (disparition vers le centre de la région de réaction, apparition au-delà. Cette anthocyane paraît dès lors utilisée, soit par elle-même, soit par les hydrates de carbone (sucres) d'où elle semble dériver. (1)

Soursac d'ailleurs (2), a mis en serre à l'automne des vignes à feuilles rougies ; sous l'action de la chaleur, les rameaux ont continué à s'allonger en donnant des feuilles vertes, en même temps que l'anthocyane disparaissait graduellement sur les feuilles anciennes. Il en conclut naturellement que les feuilles nouvelles ont drainé les hydrates de carbone en excès dans les feuilles rougies, le reverdissement se produisant par le rétablissement de leur proportion normale.

Bien qu'il y ait dans l'expérience de Soursac apparition de nouveaux organes, et simplement cicatrisation dans le cas qui nous occupe, son observation et la nôtre portent sur des phénomènes physiologiquement semblables.

Un troisième facies, encore plus intéressant peut-être, est celui que nous pouvons qualifier d'*hyperchlorophyllien*, bien qu'il n'y ait en réalité, ni accroissement des chloroleucites, ni augmentation du pigment vert dans les régions intéressées par le mycélium.

Ce facies se caractérise par la persistance bien plus grande de la chlorophylle dans les régions malades que dans les régions saines. C'est aussi un *facies de fin de végétation*. Les taches de favelure tranchent nettement par leur couleur verte sur le fond jaune et général de la feuille.

(1) Il y aurait en même temps une régénération au moins momentanée des chloroleucites (on sait qu'une pareille régénération se produit dans les rameaux de *Thuja* dont la chlorophylle a été désorganisée par le froid, la cellule d'ant occupée par un pigment brun qui disparaît à mesure, DETMER — *Physiologie végétale*, p. 26.)

(2) Sur le rougeot de la vigne (*Progrès agricole*, 1906).

C'est là un fait des plus remarquables, puisque le parasitisme se trouve être la cause d'une augmentation dans la durée de la vie. Ce n'est cependant pas un exemple unique en pathologie végétale ; on en cite bien d'autres sur lesquels il serait déplacé d'insister dans ce mémoire.

L'n quatrième facies, plus rare peut-être, est le *facies de dessiccation*. Les plages malades se dessèchent rapidement sans allération préalable sensible de la couleur normale de la feuille. Cette dessiccation débute par un brunissement du contenu des éléments superficiels sur lequel nous reviendrons.

Ce quatrième facies doit être distingué du facies chlorotique, bien que les plages jaunies par la tavelure arrivent souvent à se dessécher de bonne heure. Nous les distinguons par suite d'un phénomène physiologique important, la persistance partielle ou même intégrale de l'amidon (1), phénomène qui ne saurait s'accomplir avec le facies chlorotique, puisque les chloroleucites générateurs d'amidon sont en régression.

Il faut noter aussi cette persistance de l'amidon même après la mort des feuilles qui ont présenté le facies qualifié d'hyperchlorophyllien. C'est dans ce cas surtout que le phénomène devient intéressant.

L'amidon se conserve, même après dessiccation, dans les plages qui étaient verdies par la tavelure, alors qu'il a disparu de bonne heure, avant les chloroleucites, dans les parties saines.

On peut bien concevoir la possibilité d'une excitation correspondant à une surassimilation du carbone de l'air, mais on peut tout aussi bien admettre que cet amidon puisse venir du rameau au lieu d'être le produit d'une assimilation directe du carbone carbonique. La consommation par le champignon peut fort bien être la cause de cette arrivée d'une quantité plus que nécessaire à ses exigences. Il faut bien d'ailleurs que dans les cas d'hypertrophie qui coïncident habituellement avec ce facies, le rameau fournisse le supplément nécessaire à l'accroissement sinon à la multiplication de la cellule. Dans tous les cas, cet excédent d'amidon peut bien expliquer la persistance de la chlorophylle ; cela peut-être regardé comme venant à l'appui de la théorie de Belzung au sujet de la formation de la chlorophylle par l'amidon. La chlorophylle persisterait plus longtemps dans les régions malades, parce que régénérée par l'amidon.

Un fait intéressant à ajouter, c'est que, si ce phénomène n'est pas très fréquent, si les facies chlorotique et anthocyanique sont plus fréquents, si l'amidon est habituellement plus rare dans les régions malades que dans les régions saines, cela s'en-

(1) Cette même particularité a été signalée dans les feuilles de vigne attaquées par le *Guignardia Bidwelli*.

tend pour les parenchymes verts, à chloroleucites ; car même dans les feuilles malades où toute trace d'amidon a disparu dans les éléments assimilateurs, on en voit souvent dans le liber, plus abondamment que d'habitude. Cet amidon se dépose dans le liber par arrêt de circulation ; les coupes longitudinales montrent alors les tubes criblés partiellement oblitérés par une matière jaune, d'aspect gommeux, qui apparaît de bonne heure avec le facies de dessiccation, mais que l'on peut observer dans tous les cas.

L'action du mycélium se montre donc avoir sa répercussion jusque dans les éléments du tissu conducteur. Cette répercussion s'exerce encore dans un autre sens ; nous voulons parler de l'accumulation d'oxalate de calcium qui, surtout chez le Poirier, se fait dans les parenchymes verts et notamment dans le parenchyme lacuneux sous la forme d'oursins (*ox. ca fig. 14*). Dans les nervures, c'est au contraire sous la forme de nombreux cristaux isolés, bien plus abondants que dans les feuilles saines, que ce sel se dépose ; ce dépôt se constate surtout dans le périodesme et notamment dans l'arc périodesmique supérieur.

Nous avons à peu près uniquement parlé jusqu'ici des parenchymes non directement intéressés par le mycélium. Il va sans dire que les éléments épidermiques, les premiers et aussi les plus violemment intéressés, doivent les premiers présenter des symptômes de désorganisation. Ces symptômes sont toujours les mêmes : brunissement et dessiccation. Le contenu des cellules épidermiques est alors devenu bien plus résistant à l'Eau de Javelle ; après quoi il est bien mis en évidence par divers réactifs et notamment par le Permanganate de potasse qui se trouve réduit.

Les partisans du *Pseudocommis* (*Plasmodiophora*) *vitis* veraient là tous les caractères de leur extraordinaire parasite. C'est ce qu'a fait Roze pour qui les Tavelures du Pommier et du Poirier seraient dûes au parasitisme du même champignon.

« La maladie de la Tavelure dit-il (1) est plus complexe qu'elle ne semble l'être au premier abord. Le *Fusicladium pirinum* qui attaque parfois si nettement les feuilles et fruits du Poirier a été jusqu'ici considéré comme étant la seule cause efficiente de la Tavelure. Il ne paraît être l'auteur que des débuts de la maladie, en ce sens que son mycélium superficiel n'attaque que légèrement l'épiderme des Poires. Ce qui donne une certaine gravité à cette maladie, c'est que le mycélium du *Fusicladium* doit servir de réceptacle aux kystes et plasmodes microscopiques du *Pseudocommis* transportés par les vents. En effet lorsqu'on suit le développement du *Fusicladium* on constate qu'à

(1) Les maladies de l'oïdium, de la Tavelure et de l'anthracnose, dans leurs rapports avec le *Pseudocommis vitis* (Bull. soc. mycol. 1899).

une certaine époque il se détruit et à sa place on voit apparaître une fausse subérification des fruits. L'épiderme mortifié se crevasse en se desséchant et l'on trouve des plasmodes dans le tissu sous épidermique. J'ai remarqué que ces crevasses peuvent quelquefois livrer passage au *Coremium candidum* qui s'introduit alors dans la poire et en opère la destruction.

« J'ai trouvé une nouvelle preuve du rôle que joue le *Pseudocommis* sur les poires en examinant un Poirier de Passe-Craşsane dont les fruits encore jeunes avaient été traités au moment de l'apparition des taches du *Fusicladium* par le sulfate de cuivre. Ce traitement avait réussi à immuniser les Poires contre les attaques du *Fusicladium*, mais soit que le *Pseudocommis* eût déjà envahi certains points de l'épiderme des fruits, soit qu'il l'eût attaqué plus tardivement, ce myxonnyxète avait déjà effectué son développement dans cet épiderme comme je le signalais plus haut, c'est-à-dire que les parties mortifiées s'étaient crevassées et que la pourriture humide envahissait la chair des fruits. Le tissu sous-épidermique montrait, ainsi que dans le premier cas, que les plasmodes s'y étaient introduits et ces plasmodes étaient fort curieux à étudier dans les cellules à parois épaisses de ces parties malades.

« Quant aux jeunes scions de Poirier qu'on désigne comme pouvant être également malades de la Tavelure, je n'ai pas eu l'occasion d'en observer qui dénotent la présence du *Fusicladium*, mais j'en ai étudié qui étaient couverts de taches d'un brun noirâtre, souvent crevassées, résultant des attaques immédiates du *Pseudocommis*.

Enfin sur les pommes, ce myxomycète produit les mêmes effets que sur les Poires ; toutefois il en attaque directement l'épiderme, y forme des taches de même nature qui se crevasse également en facilitant ainsi la destruction du fruit par le *Coremium*. »

Nous avons crû devoir citer in-extenso la note de Roze, ne serait ce que pour montrer à quel singulier résultat peut conduire l'observation simple en pathologie. Il est facile de montrer que les productions — au premier abord troublantes, je le reconnais — considérés par Roze après Debray comme des plasmodes ou des kystes ne sont pas autre chose que des produits de dégénérescence du contenu cellulaire, dont la formation est bien produite par le parasitisme des *Fusicladium* dans le cas actuel. Nous croyons avoir apporté ailleurs (1) des preuves décisives et bien établies que le *Pseudocommis vitis* Debray' (*Plasmodiophora vitis* Viala et Sauvageau) doit être rayé de la liste des

(1) V. DUCOUMET, *Recherches sur la Brunissure des végétaux*, in Ann. Ec. de Montpellier 1900 et *La Brunissure et sa signification physiologique*, C. R. A. F. A. S., Angers 1904..

champignons, les prétendus plasmodes ou kystes représentant simplement un facies de désorganisation cellulaire sous l'effet de causes variées tant biologiques (c'est ici le cas) que physico-chimiques ou même mécaniques.

Nous avons parlé jusqu'ici de l'hypertrophie, de la multiplication des cellules et de la modification chimique de leur contenu.

Il convient maintenant de parler de la modification des membranes des éléments réagissants, modification indiquée dans les (fig. 2, 2 a, 3, 4, 6 et 8, pl. XXI). La réaction hypertrophique, ou hyperplasique se complique en effet par formation de liège. Qu'il s'agisse du parenchyme palissadique (fig. 2 et 2 a pl. XXI, *fig. 12*) du parenchyme lacuneux (fig. 3 et 4, pl. XXI) ou des éléments collenchymateux (fig. 6 et 8, pl. XXI) les membranes des celules réagissantes, cloisonnées ou non, tendent à se subérifier.

Nous avons vu les cellules collenchymateuses s'allonger avant de se cloisonner, modification qui se produit soit dans la première assise sous-épidermique (A, fig. 6) soit dans la deuxième (A fig. 8; l'épiderme n'a pas été représenté). Dans ce dernier cas, la première assise collenchymateuse s'imprègne de subérine dans la portion interne des membranes, tout comme les premiers éléments filles des cellules collenchymateuses étirées qui pour cette raison se montrent plus épaisses aux extrémités qu'au milieu. Avant la subérification on assiste toujours à un essai de lignification de la lamelle moyenne, mais cette transformation chimique reste souvent faible, incomplète, ainsi qu'en témoigne la particulière facilité de dissolution de la lignine dans l'Eau de Javel.

En ce qui concerne le parenchyme lacuneux qui, nous l'avons vu, réagit d'une façon particulièrement nette chez le Poirier, on voit d'après les figures 3 et 4, pl. XXI la subérification se produire soit au voisinage immédiat de l'épiderme (*l* fig. 3), soit plus profondément (*l* fig. 4). Les cellules extérieures meurent alors tout comme l'épiderme et arrivent à se détacher en entraînant avec elles le thalle sous-cuticulaire. Tout dépend de la force de réaction de la plante hôte en même temps que de l'intensité du parasitisme.

Dans le tissu palissadique, la subérification se produit toujours dans les éléments superficiels, dans la première assise seulement (*fig. 11*) ou dans les deux (fig. 2 et 2 a, pl. XXI). Dans le premier cas elle est précédée du cloisonnement tangentiel des palissades étirées (*fig. 12*) ; dans le 2^e ce cloisonnement ne s'est pas nécessairement produit. C'est ce que l'on voit dans les figures 2 et 2 a, pl. XXI dans la fig. 2 a notamment.

En raison de la formation de ce liège qui est parfois d'une épaisseur notable (*fig. 11*) les taches de tavelure d'abord lisses, puis simplement veloutées sous l'effet de l'accumulation des conidiophores, deviennent bientôt rugueuses, écailleuses, ce pendant que leur teinte d'un brun olivâtre à l'origine vire peu à peu au gris blanchâtre. C'est la conséquence de la desquamation des parties superficielles — dans la *fig. 11*, la portion centrale A se trouve ainsi dénudée — ; les éléments morts et desséchés se soulèvent en écailles membraneuses emprisonnant entre elles de l'air qui donne à la région malade une teinte beaucoup plus claire qu'au début.

§ 4. — ETUDE DE LA TAVELURE DANS LE FRUIT

A. POMME (PLANCHES XXII à XXIV et FIG. 15 à 17)

Comme dans la feuille, le mycélium tend à s'étendre horizontalement à l'intérieur de la membrane épidermique, *au dessous des couches cutinisées* (et non à l'intérieur des cellules comme l'a figuré Sorauer) pour y former un réseau (1) de filaments corrodant la membrane à la fois par les extrémités et latéralement par leur portion adulte.

Après avoir pris possession d'une surface donnée, de nombreuses ramifications latérales ne tardent pas à se montrer pour rétrécir les mailles du réseau, en même temps qu'apparaissent des rameaux se dressant verticalement pour devenir sporifères. Mais l'épaisseur et la constitution même de la membrane doivent nécessairement retentir sur l'évolution du thalle.

Dans la feuille, les couches cutinisées étant minces et partant peu résistantes, le mycélium peut les rompre aisément pour développer l'appareil conidien. Au niveau des nervures cependant, cette dislocation est plus difficile ; aussi le mycélium tend-il à se grouper de façon à former des ébauches de pseudoparenchyme, des masses qui soulèveront plus facilement la portion externe de la membrane. La difficulté du soulèvement invitera aussi le mycélium à en effectuer la digestion, d'où un amincissement facilitant la rupture.

Dans le fruit il y aura encore exagération forcée de ces deux tendances.

(1) Il ne s'agit pas ici d'un réseau mycélien moulé sur le réseau épidermique.

En raison de sa grande épaisseur, la membrane épidermique de la pomme peut, à l'aide des réactifs appropriés, être décomposée en strates que le mycélium tendra à disloquer avant que d'essayer une digestion transverse.

Ces strates sont toujours au moins au nombre de trois : une mince membrane cellulosique, une couche cuticulaire épaisse et une cuticule également très épaisse (1). Les réactifs de la cutine tels que la teinture d'Alkanna et le soudan III se fixent sur cette strate superficielle en même temps que sur la strate sous-jacente ; mais sur cette dernière, au moins chez certaines variétés, la phloroglucine chlorhydrique et mieux encore le sulfate d'aniline sulfurique se fixent avec une certaine énergie qui montre que la cutinisation peut être complétée par une lignification plus ou moins intense. Les réactifs iodés s'y fixent avec une particulière intensité surtout dans la portion moyenne. Le réactif de Schiff colore également cette même strate, *surtout du côté de la membrane cellulosique* qui devient alors très visible, par suite de sa non réaction (2).

La forme des cellules épidermiques varie avec les variétés (voir planche XXII, fig. A, B, C, D, E). De leur agencement réciproque résulte une plus ou moins grande épaisseur des membranes latérales. Mince, elles restent cellulosiques, la couche cutinisée et parfois lignifiée étant simplement infléchie en face d'elles (A). Épaisses, cette couche forme à leur intérieur de véritables piliers (B, C, D,) qui peuvent même aller jusqu'à l'assise sous épidermique (D), se rejoindre même, de façon à envelopper d'une épaisse cuirasse l'ensemble de l'épiderme (E). Cet enveloppement ne se fera cependant que par places.

Il est remarquable de constater que parfois, *caractère qui me paraît constant chez une même variété*, une mince zone très peu modifiée chimiquement se montre dans la cuticule au voisinage immédiat de la couche cuticulaire (C).

Plus souvent encore, la cuticule se montre divisée en deux zones distinctes par le degré de fixation du réactif (fig. 15), l'externe plus mince que l'interne (3). De plus, et ceci dans tous les cas, la cuticule se trouve recouverte d'une pellicule cireuse, la pruine, ce qui porte à 6 le nombre des strates visibles.

Cette structure doit nécessairement retentir sur la marche du mycélium et on peut penser que ces différences peuvent expliquer les différences de sensibilité des diverses variétés.

Peu après l'invasion, les coupes transversales montrent le my-

(1) Les deux strates cuticulaires se distinguent particulièrement bien après un séjour prolongé dans la glycérine, surtout après action de l'Eau de Javel et coloration.

(2) Il peut aussi colorer la cuticule dans son extrême limite.

(3) Assez fréquemment la zone externe est riche en composés pectiques, ainsi qu'en témoigne la coloration par le rouge de Ruthénium ; une mince lame extérieurement reste cependant incolore.

célium appliqué sur la portion cellulosique interne de la membrane. C'est dans cette situation que le thalle débute habituellement. Mais avec un peu d'attention on arrive parfois à mettre en évidence, au moins en face des cloisons transverses, des restes de la portion membraneuse chimiquement modifiée (pl. XXII, fig. 1), la couche cuticulaire interne paraissant alors avoir complètement disparu. En opérant encore plus tôt, et cela de préférence avec la structure du type C, on peut voir ce même mycélium logé entre la cuticule et la couche cuticulaire (fig. 3).

Le mycélium peut donc progresser de deux façons différentes, ou bien entre cuticule et couche cuticulaire, ou bien, cas plus fréquent, au dessous de l'ensemble cuticulaire. La couche cuticulaire se trouve, dans un cas comme dans l'autre, constituer le plus facile aliment, elle est digérée en direction centripète dans le premier cas (1), en direction centrifuge dans le second.

Dans le premier cas, le décollement plus ou moins facile des deux strates est à n'en pas douter la raison déterminante de la situation du mycélium ; la structure physique l'emporte sur les raisons d'ordre chimique. Le travail chimique n'en est pas moins important, les restes de cuticule en face des cloisons verticales, même dans les cas de décollement, en sont une preuve. Ils témoignent de ce fait que le clivage de la membrane est tou-

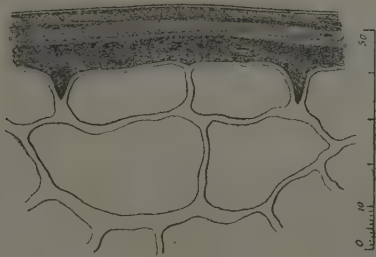


FIG. 15. — Coupe transversale de Pomme montrant la stratification de la membrane épidermique.

jours difficile et que le mycélium ne peut pas, même dans ce cas, progresser d'une façon purement physique ou mécanique.

La structure physique du substratum reste néanmoins à considérer ; la meilleure preuve c'est que chez certaines variétés on peut trouver du mycélium à tous les niveaux (pl. XXII, fig. 6) ; le nombre des strates est alors toujours élevé ; il s'agit de variétés à membrane épidermique facilement clivable. Deux couches mycéliennes sont alors particulièrement importantes ;

(1) Il y aura plus tard corrosion centrifuge de la cuticule.

l'une occupe la place de la couche cuticulaire, l'autre se trouve dans la partie profonde de la cuticule, superposée à la précédente dont elle n'est séparée que par une mince membrane qui n'aura d'ailleurs qu'une existence éphémère, destinée quelle est à se rompre sous l'effet de la double pression qui s'exerce sur elle.

Dans les couches superficielles on peut trouver aussi du mycélium (fig. 2 a), mais la pression exercée par lui aura bientôt pour effet de provoquer des ruptures (pl. XXII, fig. 6) qui pourront l'exposer à l'air avant même qu'il soit devenu sporifère. Cette rupture peut également se produire sous l'effet de la poussée du mycélium profond (fig. 5, pl. XXII et 1, pl. XXIII) mais alors ce mycélium s'organise auparavant en pseudoparenchyme.

De plus, l'amincissement des membranes par corrosion devient habituellement nécessaire, comme le montrent les fig. 5 et 6, et surtout la fig. 4 (1).

D'une façon très générale, les divers filaments mycéliens agissent en commun pour produire cette corrosion, ou ce soulèvement, de telle sorte que nous aurons finalement des paquets de stroma fructifère (fig. 1, pl. XXIII). Il arrive néanmoins que certains filaments, plus vigoureux sans doute que les voisins se redressent verticalement pour digérer la membrane chacun pour leur propre compte et se faire jour individuellement, de façon à devenir séparément fertiles (fig. 7, pl. XXII). Ce travail chimique isolé, individuel, est néanmoins l'exception ; il est habituellement remplacé par un travail chimique commun auquel fait bientôt place le travail physique de soulèvement conduisant à la rupture de l'obstacle.

Nous venons de voir une première et double conséquence de la

(1) La marche de cette corrosion est particulièrement facile à saisir sur les coupes traitées par le rouge de Ruthénium qui teint le mycélium en laissant la cuticule incolore.

Elle peut également être bien suivie par l'emploi du Schiff. On voit alors que dans l'ensemble, la corrosion, d'ailleurs irrégulière, se limite bien souvent à la région colorée en violet par ce réactif.

Nous avons vu, chez l'olivier, que la proportion des substances (aldéhydes?, colorables par le schiff paraissait diminuer dans les régions intéressées par le mycélium. Il en est de même ici ; sur des coupes pratiquées dans la région de confluence de deux taches, la coloration bien plus faible (parfois nulle) des membranes non directement intéressées dénote une action à distance.

Par contre la réaction se produit souvent, quoique d'une manière irrégulière (le fait est bien plus général dans les poires), sur des globules épars à l'intérieur des filaments mycéliens. Il semblerait d'après cela que les principes aldéhydiques des membranes fussent assimilés en nature.

Rien ne le prouve cependant. En cultivant le *Penicillium glaucum* sur une solution concentrée et pure de saccharose, nous avons retrouvé de pareils globules (qui se teignent en même temps par les réactifs des graisses). Point n'est besoin donc que le milieu nutritif renferme ces substances et comme lorsqu'il les renferme, l'accumulation n'est pas générale, on ne peut qu'admettre que l'emmagasinement se fait sous la forme primitive, sans rien préjuger de la forme d'assimilation.

grande épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques : *formation de pseudoparenchyme et corrosion*. Il y en a une autre.

En même temps que le mycélium tend à soulever l'obstacle extérieur à lui, il tend à s'engager à l'intérieur des tissus en émettant des prolongements qui s'insinuent dans les cloisons transverses des cellules épidermiques (fig. 2 pl. XXII). Bien que ce mycélium soit capable, nous l'avons vu, de digérer les membranes cutinisées et même lignifiées, il s'engagera avec d'autant plus de difficulté dans ces cloisons transverses qu'elles seront plus modifiées chimiquement. Chez les variétés des types D et E, l'extension en profondeur est nulle ou à peu près ; la maladie s'y montre toujours bénigne ; elle est plus grave chez les autres types et surtout sur les types A où les parties chimiquement modifiées forment un plan sensiblement horizontal.

C'est que le mycélium tend à s'étendre horizontalement ; il éprouve toujours de grandes difficultés à descendre ou remonter les piliers latéraux. L'étude du développement du mycélium profond en donne une preuve manifeste.

Contrairement en effet à ce que nous avons constaté dans la feuille, le thalle superficiel du début arrive souvent à gagner les éléments sous-jacents, dans les membranes toujours.

La pénétration n'est cependant jamais très prononcée ; les taches s'étendent plutôt en surface, de façon à acquérir un diamètre qui peut atteindre un centimètre et même davantage.

Il y a d'ailleurs une raison indépendante du mycélium qui détermine cette extension superficielle au détriment de la pénétration verticale ; nous avons parlé de la facilité de réaction de l'hôte. Une barrière de tissus lignifiés et subérisés tend à s'opposer à l'extension verticale du parasite.

L'épiderme, tissu peu actif, région surtout aquifère, n'est guère capable de réagir (1). Intéressé d'ailleurs le plus directement par le mycélium, il s'épuise et meurt de bonne heure ; son contenu protoplasmique peu abondant se contracte par déshydratation, se ramasse en une ou plusieurs masses brunes et l'ensemble de

(1) Il peut le faire cependant. Chez les variétés à chair dure (div. Reinettes) particulièrement résistantes, on peut assister à la lignification de l'épiderme, même dans sa membrane externe, bien que cuticule et couche cuticulaire aient été la deuxième corrodée, la première disloquée. Il y a alors une tentative de cicatrisation directe, une sorte de régénération de la cuticule. Il ne s'agit cependant que d'une cicatrisation provisoire ; du liège se formera au dessous. Toujours est-il que dans ce cas la gravité du mal sera sensiblement réduite.

Cette lignification de la couche cellulosique mise à nu par le mycélium est à rapprocher de la lignification notée dans la prune à la périphérie de la couche limitante. Il est possible que dans le cas actuel elle débute de la même façon, à l'intérieur de la couche cellulosique par conséquent et non à la limite inférieure de la couche cuticulaire comme on pourrait le supposer au premier abord.

la cellule ne tarde souvent pas à s'affaïsser sur les éléments sous-jacents. Sur le pourtour de la tache cependant, cet épiderme pourra se cloisonner verticalement ou obliquement (fig. 2, pl. XXIII), pour donner naissance à des éléments filles qui se raccorderont avec les éléments issus du cloisonnement des cellules parenchymateuses situées en face du mycélium supra épidermique, de façon à constituer ensemble un arc de liège. Ailleurs on assiste à la formation d'une simple lame liégeuse ((ou plus exactement ligno-subéreuse) sous épidermique (1) dans toute la région directement intéressée par le mycélium (fig. 1, pl. XXIII).

L'inégale résistance des diverses variétés dépend en grande partie de cette rapidité de réaction ; elle dépend évidemment aussi de la perfection de la barrière formée. Pour que le mal reste localisé, il faut nécessairement que le raccord du liège cortical avec le liège épidermique s'effectue rapidement. Or ce raccord manque à peu près toujours ; c'est à peine s'il s'ébauche dans certaines variétés, comme l'indique la fig. 1, pl. XXIII. Si donc la pénétration verticale du mycélium est désormais rendue impossible, la possibilité d'extension périphérique n'en persiste pas moins.

Il arrive d'ailleurs que le liège se forme très tard ; le mycélium dépasse alors le niveau de l'épiderme et s'engage dans la couche superficielle du mésocarpe où il pourra former des strates pseudoparenchymateuses dont nous étudierons plus en détail le développement à propos du *Fusicladium pyrinum*.

La progression au sein de ce mésocarpe ne sera cependant jamais très importante ; la réaction limitante de l'hôte, quoique tardive, s'effectuera néanmoins d'assez bonne heure. Elle ne s'effectuera qu'à une assez grande distance du mycélium et comprendra presque toujours deux ordres de phénomènes sur lesquels il y a lieu d'insister.

Quand on examine une tache de tavelure déjà âgée, on voit que la majeure partie de sa surface est rugueuse et grise ; le pourtour est au contraire régulier, brun et finement velouté. Plus tard, et surtout après la récolte, lorsque le fruit mis en magasin ou abandonné à l'air aura perdu une partie de son eau, une ligne de dépression circulaire entourera la tache.

Une coupe transversale intéressant l'ensemble de la tache nous montre une lame de liège plus ou moins profonde en correspondance avec la surface rugueuse ; cette lame s'arrête au niveau de la portion périphérique veloutée qui se présente sous cet aspect par suite de la persistance du mycélium en voie de fructification. Le liège est remplacé là par une couronne de cellules lignifiées qui ne rejoignent pas l'épiderme. Une zone d'éléments non modifiés ni physiquement ni chimiquement entoure encore

(1) La première ou les premières assises sous épidermiques modifient fréquemment leurs membranes sans se cloisonner.

la zone lignifiée et c'est précisément à cause de cette particularité que l'extension superficielle du mycélium peut se continuer (1). Cette observation nous explique en outre la raison d'être de la dépression circulaire remarquée à l'œil nu tout autour des taches sur le fruit en voie de flétrissement ; elle s'explique par la plus facile déperdition de l'eau dans cette région qu'à l'extérieur où s'exerce la protection cuticulaire, qu'à l'intérieur de la tache où la couche de liège joue le même rôle modérateur.

Quant aux cellules lignifiées qui viennent après, en dedans de la tache, elles se continuent au dessus du liège et forment sur toute son étendue une couche plus ou moins épaisse, séparée d'ailleurs du mycélium par une couche de cellules mortes, desséchées, écrasées. Ces cellules s'exfolient à mesure en rejetant le mycélium, d'où l'aspect rugueux, écailleux et grisâtre du centre des plages tavelées.

Au centre de la tache trois régions sont donc à noter :

- 1° Une couche de cellules mortes sans réaction ;
- 2° Une couche de cellules lignifiées ;
- 3° Une couche de liège.

La planche XXIV en montre quatre exemples ; les fig. 1, 2 et 3 représentent des taches relativement peu âgées avec l'épiderme encore persistant par places, en même temps que les amas de mycélium qui en ont provoqué la rupture en maints endroits ; ces régions de rupture sont d'ailleurs visibles à l'œil nu, à l'examen superficiel, sous forme de lignes concentriques qui divisent la tache. Dans la fig. 4, la chute de l'épiderme s'est accomplie et avec lui s'est détachée la majeure partie du tissu mortifié sous-jacent non chimiquement modifié.

À voir simplement cette fig. 4 on pourrait conclure à l'extension progressive du mycélium ; l'examen des coupes 1, 2 et 3 pourrait porter à croire à des invasions successives ; complété par l'examen superficiel des cercles concentriques déjà notés plus haut, il nous conduit à cette conclusion que l'ensemble de la tache dérive d'une seule et même invasion, mais que *l'extension du mycélium est périodique* au lieu de régulière, chaque région de rupture correspondant à une période de plus grande intensité de développement.

Cela ne veut pas dire cependant que deux ou plusieurs taches ne puissent en s'agrandissant devenir confluentes ; les coupes transversales donneront alors une figure analogue aux figures 1, 2 et 3, mais l'examen superficiel permettra aisément de se rendre compte de cette confluence.

Étudions d'un peu près maintenant la réaction ligneuse et la réaction subéreuse. La première est surtout et presque unique-

(1) On n'observe que rarement le raccord avec l'épiderme, ce qui fait que la cicatrisation reste imparfaite. Lorsqu'elle est complète, la lignification peut gagner jusqu'à la cuticule.

ment d'ordre chimique, la deuxième d'ordre morphologique avant que d'ordre chimique. Avant que la lignification ne s'accomplisse cependant et même pendant qu'elle s'effectue, une légère différenciation morphologique peut s'observer. Elle consiste surtout dans un agrandissement des cellules tendant à l'effacement des méats, mais n'arrivant jamais complètement à ce résultat.

C'est là d'ailleurs un caractère général de réaction que cette tendance à la réduction des espaces aérifères, à la transformation d'un tissu plus ou moins spongieux en un tissu massif. Les tissus sous-jacents voient ainsi se réduire la déperdition de leur eau, conséquence la plus grave du développement du parasite

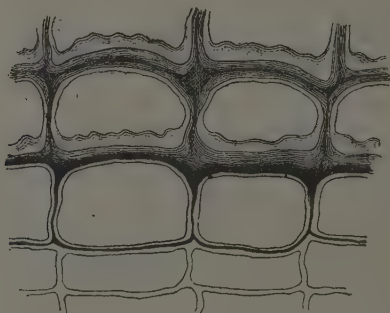


FIG. 16. — Portion profonde du liège de réaction dans la pomme (correspondant à *d* fig. 3, pl. XXIII.)

dans les couches superficielles dont il détruit la cuirasse cuticulaire modératrice du phénomène transpiratoire.

La lignification qui, toutes choses égales d'ailleurs, est d'autant plus facile et plus prononcée que les membranes sont plus épaisses, débute toujours aux angles par la lamelle moyenne pour de là gagner progressivement toute l'étendue de la membrane. C'est sans doute pour cette raison que le cloisonnement peut s'effectuer quoique d'une manière peu active même après la transformation chimique. Cette lignification n'empêche pas le cloisonnement, mais elle limite l'expansion cellulaire, elle empêche l'étirement des membranes tout en diminuant leur perméabilité vis-à-vis de l'eau et les rendant bien moins accessibles au mycélium qui chemine toujours à leur intérieur, par corrosion progressive de la lamelle moyenne.

D'après cela, ce sont les variétés à membranes externes les plus épaisses qui sont les mieux armées pour la résistance, bien qu'en apparence elles dussent être une proie plus facile pour un parasite de nature intercellulaire.

Contrairement à ce que nous venons de voir à propos de la lignification, la subérification débute toujours par la portion externe de la membrane (couche limitante). Si donc la subérification réduit davantage la perméabilité de la membrane, la défense vis-à-vis du parasite doit être moins efficace, puisque la majeure partie reste cellulosique et partant très vulnérable, à moins cependant que la subérification soit assez étendue ou la membrane assez mince pour que les deux lames de subérine arrivent à se confondre. Or ce résultat ne tarde pas à être atteint, pour la bonne raison que la subérification est habituellement postérieure à la constitution d'un liège morphologiquement différencié.

Ce liège apparaîtra immédiatement au-dessous de la couche lignifiée (fig. 3, 4, 5 pl. XXIII). Bien souvent d'ailleurs les cellules lignifiées les plus profondes (fig. 3, b) subérissent en même temps la portion interne de leur membrane.

Le véritable liège pourra lui aussi se lignifier dans les lamelles moyennes de ses cellules profondes (fig. 3 d et 4 c), cette modification chimique étant antérieure à la subérification (1).

(1) Le liège lignifié présente même parfois une particularité visible sur la fig. 3, d (pl. XXIII). Les membranes en sont très épaisses, notablement plus épaisses que celles du liège normal externe et que celles du méristème sous-jacent. La fig. 16, dessinée à un très fort grossissement le montre plus nettement encore. On voit que l'épaississement paraît surtout le résultat d'un dépôt particulièrement abondant du côté interne. Cet épaississement mamelonné pourra rester cellulosique ou jaunir plus tard sous l'action du soudan. Quant au reste de la membrane il se colore quoiqu'assez faiblement par la phloroglucine, la lamelle moyenne fixant le réactif avec le maximum d'énergie.

A l'intérieur de la région que nous venons de décrire se trouve une couche de cellules fortement lignifiées dans leur lamelle moyenne : la subérification ne s'est pas encore produite. Viennent ensuite les cellules du méristème.

Comment interpréter ces faits si ce n'est comme une preuve de la discontinuité de la réaction.

Le liège *c* (fig. 3, pl. XXIII) s'est différencié ; grâce à son abri les cellules méristématiques en excédent (d) ont épaissi leur paroi pour devenir des cellules ordinaires du phelloderme. La réaction a repris à un moment donné et la lignification, précédant la subérification toujours, s'est à nouveau produite tant dans les éléments épaissis que dans quelques unes des cellules sous-jacentes.

Il est vrai que dans les plantes où les parois du liège normal sont tapissées d'une couche de cellulose pure, la couche interne cellulosique n'apparaît qu'après la subérification, d'après Baranetzki * (il faut remarquer qu'il n'employait pas d'autre réactif que le chloroiodure de zinc).

Dans son étude de la cicatrisation des blessures produites par la chute des feuilles, Tison a également décrit et figuré** des épaississements à peu près analogues à ceux que nous venons de décrire, mais le cadre serait subéreux et l'épaississement lignifié. Cette observation est d'ailleurs à ce point de vue conforme aux résultats obtenus par Van Visseling et Gilson pour qui le liège normal comprendrait souvent une couche primaire (lamelle moyenne) lignifiée, une couche secondaire subérifiée (sans cellulose) et une couche tertiaire parfois lignifiée***.

Il n'en est pas de même dans le cas qui nous occupe, le dépôt centripète de cellulose s'effectue avant toute subérification.

* Op. cit. p. 183. ** Op. cit. p. 105, pl. IV. *** V. Gaucher. Op. cit. p. 195.

Tout dépend de la rapidité du développement du parasite et de l'intensité de son action dont le résultat le plus important est l'exagération du phénomène transpiratoire.

La subérisation aidée de la lignification diminue évidemment plus la perméabilité des membranes que si elle s'accomplissait seule. La lignification s'effectuant sans différenciation morphologique préalable se poursuit plus rapidement que la subérisation ; il est tout naturel qu'elle se produise la première. C'est un moyen de réaction rapide et ce n'est que grâce à la protection exercée par ces cellules lignifiées que le liège se formera. Ce liège issu du fonctionnement d'un méristème *d* (fig. 4, 5, 6, pl. XXIII) est le résultat d'une suractivité des éléments cellulaires ; la lignification est au contraire le résultat d'une diminution de l'activité des cellules sous l'effet d'une exagération du phénomène transpiratoire. On en a une preuve en examinant ce qui se passe lorsque du mycélium particulièrement vigoureux s'engage dans la profondeur des tissus, sur le pourtour des taches. On verra toujours les cellules immédiatement sous-jacentes se lignifier (li. fig. 6), ou même se ligno-subériser, ce qui l'empêchera non seulement de s'étendre plus en profondeur, mais aussi de s'insinuer sous le liège déjà formé, au-dessous du centre de la tache. Il va sans dire qu'ici encore, du liège se formera au-dessous des cellules lignifiées pour se raccorder au premier, de telle façon que la zone subéreuse nécessairement irrégulière s'accroîtra à mesure que le mycélium s'étendra, que la tache s'agrandira.

Le liège régulier ou irrégulier sera plus ou moins profond, mais il ne prendra jamais une grande épaisseur. Le méristème subéreux ne deviendra pas tout entier du liège ; l'excédent s'accroîtra de façon à donner un parenchyme secondaire finalement analogue par la dimension de ses éléments au parenchyme sous-jacent. Cet accroissement aura nécessairement pour résultat de repousser le liège vers l'extérieur ; le liège à son tour repoussera tout le reste désormais mortifié par perte d'eau et impossibilité de récupération de cette eau. Ces tissus mortifiés se détacheront par écailles, s'exfolieront ou se fendilleront selon leur épaisseur et la rapidité d'accroissement du parenchyme secondaire. Toute la portion morte pourra ainsi se détacher progressivement et la tache se montrera finalement avec l'aspect général de l'épiderme, à tel point qu'on pourrait croire, à l'œil nu, à une régénération épidermique qui cependant ne se produit jamais.

Une certaine sécheresse du milieu aidée d'une bonne nutrition du fruit est nécessaire pour en arriver à cette régularisation finale des plages tavelées. Mais il arrive fréquemment que ces deux conditions ne se trouvent pas réalisées simultanément. Que la vitalité du fruit soit trop faible pour permettre un accrois-

sement rapide de l'excédent du méristème subéreux, que l'humidité ambiante soit trop élevée, les tissus mortifiés en voie d'exfoliation se trouvent constituer un véritable réceptacle pour les eaux de pluie et les spores de champignons saprophytes tels que les *Penicillium*, la tache se montrera bientôt recouverte d'une végétation fongique qui réduira encore l'exfoliation. Les saprophytes n'arriveront cependant pas à pénétrer la couche de liège, à moins qu'une période de suractivité cellulaire ne vienne à se manifester au point d'en amener la rupture sous l'effet de la poussée des parenchymes secondaires ou même primaires sous-jacents. C'est là un fait exceptionnel ; bien souvent, quelquefois sur l'arbre, le plus souvent après la rentrée des fruits en magasin, les plages tavelées sont le point de départ de la décomposition du fruit, mais la pénétration des bactéries et champignons cause de cette décomposition pénètrent par le pourtour des taches, au delà de la zone de lignification sous-épidermique, dans la région d'extension superficielle du mycélium parasite (a fig. 1, pl. XXIV).

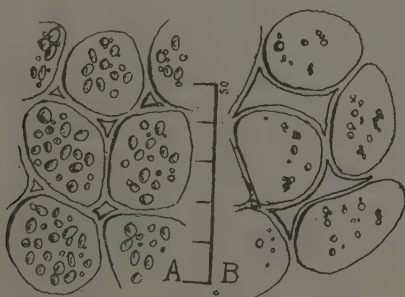


Fig. 17. — Quelques cellules mésocarpiennes de la pomme au moment de la maturité.

B. — Région saine.

A. — Région inflexible d'une plage tavelée.

Revenons maintenant sur le parenchyme secondaire né de la différenciation de l'excédent du méristème subéreux (d, fig. 4 et 5 pl. XXIII, voir aussi fig. 4, pl. XXIV).

Ce parenchyme secondaire ou tardif est destiné à prendre absolument les mêmes caractères que le parenchyme de la pulpe d'où il est issu (1). Il est simplement plus jeune ; il est donc

1 Il peut cependant se différencier de place en place quelques cellules sclérisées, alors que le parenchyme normal n'en présente jamais. Cette sclérose n'est cependant jamais poussée aussi loin que dans d'autres cas pathologiques qui seront prochainement étudiés.

tout naturel de lui voir présenter au moment de la maturité générale de la pomme, le caractère de la pulpe du fruit jeune. La chlorophylle et avec elle l'amidon qui disparaissent progressivement avec l'arrivée de la maturité dans le mésocarpe de la pomme persistent ici (*fig. 17*) ; même à l'œil nu, la teinte verte que présente la coupe des régions tavelées permettrait de les reconnaître en dehors de toute autre caractère, lorsque le fruit est mûr dans son ensemble. Il n'y a pas d'ailleurs que le parenchyme secondaire qui présente ce caractère ; le parenchyme général d'où il est issu et que nous avons déjà, par opposition, qualifié de primaire, le partage sur une épaisseur plus ou moins grande. Cela n'a rien qui doive nous étonner. La différenciation de ce tissu en méristème se fait grâce à l'afflux vers l'extérieur des matériaux nutritifs de l'intérieur ; cela correspond à une excitation des éléments profonds, c'est-à-dire à une suractivité fonctionnelle capable de les maintenir durant un temps plus ou moins long dans un état de jeunesse physiologique. Nous assistons là à un effet indirect du parasitisme qui produit dans la pomme des variations notables dans la composition chimique. Avec la persistance de la chlorophylle et de l'amidon qui en est la conséquence, les réactifs microchimiques permettent de noter dans ces mêmes régions la bien plus grande persistance du tannin et des sucres non réducteurs progressivement remplacés dans les portions saines par des sucres réducteurs (1).

Inutile d'ajouter que ces modifications du contenu cellulaire caractéristiques de la maturation étant corrélatives d'une modification pectasique, amollissante, des membranes, la pulpe correspondant aux plages tavelées doit être plus résistante que par ailleurs. *L'effet de la tavelure correspond donc à un retard général dans la maturation.* Or la pomme est un fruit dont la maturation — maturation industrielle s'entend — s'effectue à peu près en entier sur l'arbre lui-même. Elle ne se continue pas ou presque pas après la récolte, avec les procédés habituels de conservation. Cela revient à dire que *les plages tavelées correspondent à des régions d'impossible maturation* ; elles restent toujours vertes, ce qui est d'un grand intérêt pratique, qu'il s'agisse de fruits de pressoir ou de fruits à couteau dont la valeur marchande est encore et surtout diminuée pour raison d'esthétique. Il est encore un détail qui a son intérêt. Si l'on examine des taches de Tavelure très tard, sur des Pommes de l'année précédente, on peut voir que le tissu superficiel correspondant à la plage cicatrisée est devenu de couleur jaunâtre par mortification du contenu cellulaire. Il s'agit du blettisse-

(1) Si l'on fait des essais méthodiques au moment convenable, la liqueur de Fehling agit à l'extérieur des taches, alors que la réaction de Neitzel se produit au dessous.

ment, de la mort asphyxique provoquée par la cicatrisation même, la digue subéreuse ou plus exactement lignosubéreuse étant plus parfaite que la cuirasse cuticulaire normale.

Ajoutons que dans le fruit comme nous avons vu le fait se produire parfois dans la feuille, le pourtour des plages tavelées se montre souvent très vivement coloré en rouge, ce qui est dû à l'accumulation d'anthocyane dans les éléments superficiels de la pulpe, et même l'épiderme.

§ 4. — ÉTUDE DE LA TAVELURE DANS LE FRUIT

B. — POIRE (pl. XXV, XXVI, XXVII)

La différence de structure entre la Poire et la Pomme doit à priori impliquer une différence dans le mode de développement de la maladie de la Tavelure, bien que les champignons qui la déterminent soient spécifiquement très voisins.

La rapidité de formation, au moins chez beaucoup de types de poires, d'un liège normal superficiel (1), ce qui est l'exception chez la pomme (2), l'abondance des cellules scléreuses qui manquent toujours dans la Pomme, la minceur des membranes et conséquemment la mollesse des parenchymes dont les plus extérieurs sont au contraire nettement collenchymateux dans la pomme, tous ces caractères doivent nécessairement retentir sur la marche et le mode d'action du parasite, sur la gravité même de la maladie.

Comme son congénère le *Fusicladium dendriticum*, le *Fusicladium pyrinum* se développe tout d'abord dans l'épaisseur de la membrane épidermique (fig. 3, pl. XXV, fig. 2 et 3, pl. XXVI,

(1) La conformation de ce liège mériterait une étude à part. S'il est général chez diverses variétés, il en est bien d'autres où, même à l'œil nu, on peut lui reconnaître une allure irrégulièrement réticulée. Dans les intervalles compris entre les régions pourvues d'un liège superficiel, normal, parfaitement caractérisé, les cellules épidermiques ont leurs parois verticales cutinisées et épaissies ; cet épaississement gagne souvent la membrane interne comme nous avons vu le fait se produire parfois dans la Pomme (pl. XXII). Une et même deux assises cellulaires sous-jacentes peuvent même participer de cette structure ; on a dès lors un véritable hypoderme toujours irrégulier d'ailleurs.

Comme chez la Pomme, le Schiff colore la portion interne de la cuticule ; les membranes épaissies et cutinisées de cet hypoderme se teignent également d'une manière très vive ; la teinte violette qui est maximum du côté de la cavité peut s'étendre à toute l'épaisseur.

(2) Les variétés dites *grisées* (pommes à couteau) ou *crasseuses* (pomme à cidre) sont les seules subéreuses. Les premières ont un liège périphérique général ; les formations subéreuses se localisent du côté du pédoncule ou au voisinage de l'œil chez les secondes.

Ces formes subéreuses sont toujours très peu attaquées par le *Fusicladium*. Les taches de Tavelure s'y montrent dans tous les cas toujours plus réduites en surface, à l'état de simples mouchetures souvent.

fig. 4 et 5, pl. XXVII.) on le voit en premier lieu, tantôt au-dessous de la couche cuticulaire (fig. 3, pl. XXVI et fig. 4, pl. XXVII) tantôt dans l'épaisseur des couches extérieures chimiquement modifiées (cuticule et couche cuticulaire) dont il provoque le clivage plus ou moins irrégulier (fig. 5, pl. XXVII). Une fois dans la place, le mycélium corrode les membranes par toute sa surface, d'une façon plus active que celui du *Fusicladium dendriticum*. Il a de même une plus grande tendance à s'associer, de façon à constituer une lame de pseudoparenchyme dont les éléments superficiels destinés à devenir sporifères s'échapperont au dehors, isolés ou groupés en nombre variable, après avoir rompu les couches externes partie par corrosion, partie par simple pression.

Chez la Pomme, nous n'avons jamais vu la portion cellulosique ou interne des membranes épidermiques intéressée par le mycélium. Les cellules de l'épiderme restaient intactes ; elles étaient simplement tuées et s'affaissaient sur le tissu sous-jacent, tant par épuisement que sous l'effet de la pression exercée par le mycélium supérieur à elles.

Chez la Poire, au contraire, on peut voir, bien qu'assez rarement cependant, les cellules épidermiques détruites totalement ou en partie, remplacées par une expansion du pseudoparenchyme sous-cuticulaire (fig. 2 et 3 pl. XXVI). Comme dans la pomme, le mycélium s'insinue tout d'abord au sein des cloisons verticales des cellules épidermiques (fig. 2 b), pour y étendre le pseudoparenchyme dont il n'est que le prolongement. La pointe pseudoparenchymateuse augmentant de volume, les deux cellules épidermiques voisines vont se trouver désormais comprimées et un large intervalle (c, fig. 3.) les séparera bientôt. Mais en même temps que s'exerce cette pression latérale le pouvoir corrodant du mycélium continuera ; intercellulaire par nature, ce mycélium pourra provoquer un clivage de la membrane cellulosique épidermique cependant fort mince (c, fig. 2 et 3.) (1); La portion ainsi soulevée se trouvera désormais engagée au sein du pseudoparenchyme et finalement déchiquetée sous l'effet de l'extension individuelle de chacun des éléments du mycélium.

Jusqu'ici la cellule épidermique est restée entière, quoique déformée, mais la corrosion et la pression mycélienne continuant à s'exercer, sa membrane déjà amincie pourra finir par se rompre à son tour ; le mycélium s'engagera alors à son intérieur où le pseudoparenchyme continuera à se développer (d. fig. 3, d, e, fig. 2.). Le mycélium est désormais devenu occasionnellement intracellulaire.

C'est là cependant une exception dans la marche du mycélium qui, dans l'immense majorité des cas, reste intercellulaire. Il arrive même qu'il ne dépasse pas le niveau superficiel des cellu-

(1) Ce qui paraît dû à une inégale distribution des composés pectiques.

les épidermiques, soit que le fruit soit trop jeune pour réagir, soit qu'au contraire le liège arrive rapidement à opposer une barrière à son extension verticale. Dans le premier cas, les cellules épidermiques et les cellules sous-jacentes de la pulpe meurent rapidement sur une épaisseur plus ou moins grande (fig. 4, pl. XXVII) ; le mycélium est par cela même arrêté, incapable qu'il est de se développer au sein des tissus morts ; dans le deuxième cas (fig. 3, pl. XXV et fig. 5, pl. XXVII), le liège l'empêchera ou tendra également à l'empêcher de pénétrer.

Nous disons bien tendra à l'empêcher de pénétrer ; le liège normal issu du cloisonnement des éléments superficiels, épiderme seul ou avec lui une ou plusieurs des assises sous-jacentes, est souvent impuissant à arrêter le mycélium dans sa marche. Il n'arrive à ce résultat que s'il s'épaissit rapidement par suite de la collaboration d'une plus grande épaisseur de cellules. C'est ce qui s'est produit précisément dans la coupe représentée fig. 3, pl. XXV, où l'on voit le liège particulièrement épais en face du paquet de conidiophores qui a provoqué la rupture de la cuticule. Cela n'a rien qui doive nous étonner, puisqu'en cette région le mycélium exerce un appel plus intense des matériaux nutritifs de la pulpe et que d'autre part la rupture de la cuticule a pour effet d'augmenter beaucoup la transpiration, de faciliter la déperdition de l'eau : la dessiccation est le facteur phellagogue par excellence. L'examen attentif de la fig. 3, pl. XXV et aussi de la fig. 4, pl. XXVI, qui représente un cas analogue montre la convergence générale des éléments liégeux vers le centre de l'excitation A (fig. 4), ce qui montre bien que le tissu tubéreux y est de nature réactionnelle.

Mais dans la plupart des cas, soit que le liège surajouté ou de réaction ne se forme et ne se différencie pas chimiquement d'une manière assez rapide, soit que le liège normal lui-même soit trop tardivement différencié, le mycélium toujours sous-cuticulaire au début ne tarde pas à franchir la cuirasse protectrice pour s'étendre plus avant à l'intérieur du fruit.

Comme dans la pomme, ce mycélium montre malgré cela une continuelle tendance à l'extension horizontale et à mesure que des éléments s'enfoncent verticalement, d'autres s'engagent au-dessous de la lame de liège pour former bientôt une couche de pseudoparenchyme superposée aux tissus infrasubéreux. Les tissus extérieurs subérifiés ou non se trouveront finalement engagés entre deux lames de pseudoparenchyme, mais l'irrégulier accroissement des divers éléments de ce pseudoparenchyme conduira souvent à la dislocation, à l'émiettement de ces tissus ; on en retrouvera les diverses cellules constitutives isolées ou groupées en îlots, plus ou moins déformées, écrasées entre les cellules mycéliennes (fig. 1, pl. XXV.)

Ailleurs, au contraire, le mycélium progresse d'une manière

plus méthodique, si l'on peut ainsi s'exprimer. Dès qu'une portion de mycélium a traversé une ou deux assises de cellules, il se ramifie horizontalement pour ramper au-dessous d'elles en les rejetant contre le pseudoparenchyme superficiel ; puis une deuxième poussée verticale s'accomplit, bientôt suivie d'une nouvelle extension horizontale conduisant au même résultat que précédemment et ainsi de suite. On assiste de cette façon à la formation d'un pseudoparenchyme presque régulier, nettement stratifié. Nous en avons représenté un exemple fig. 2, pl. XXV ; on voit que les minces strates mycéliennes n'y sont séparées les une des autres que par des couches peu épaisses de cellules mortes *c m*, une seule assise parfois, cellules fortement comprimées dans le sens tangentiel.

Tout dépend en somme de la facilité de dislocation horizontale des cellules de l'hôte.

Quoi qu'il en soit, dans un cas comme dans l'autre, la barrière de liège, liège normal ou liège de réaction, se trouve rompue. Le fruit risque fort, à partir de ce moment, d'être envahi dans la profondeur de ses tissus s'il ne réagit pas à nouveau. Cette réaction peut désormais être nulle, au moins morphologiquement, comme nous avons vu le fait se produire parfois dès le début (fig. 2, 3, pl. XXVI). Comme au début, une couche plus ou moins épaisse de cellules mortes, affaissées et brunies se remarquera bientôt au-dessous du mycélium et c'est précisément de la rapidité de mortification des éléments sous-jacents que dépendra alors la gravité du mal. Incapable qu'il est, nous l'avons déjà dit, de se développer au sein des tissus morts, le mycélium se trouvera arrêté dans sa marche de pénétration verticale si les tissus meurent rapidement sur une épaisseur suffisante. De telle façon que, fait en apparence paradoxal, *les types les plus sensibles au champignon se trouvent être désormais les plus résistants* (1).

Il convient d'ajouter que très habituellement les dernières assises de cellules mortes (fig. 3, pl. XXVII) se montrent d'assez bonne heure chimiquement différenciées, si, trop brusquement arrêtées dans leur fonctionnement, elles n'ont pas eu le temps de former du liège par cloisonnement tangentiel. Dans la pomme cette modification chimique consistait surtout en une lignification de la lamelle moyenne ; ici la subérisation de la portion interne de la membrane l'emporte de beaucoup sur la lignification. C'est là une différence intéressante liée probable-

(1) On sait que les jeunes plantules du Gui peuvent par simple adhérence à l'épiderme amener la mortification de cet épiderme et même des tissus profonds. Cette trop grande sensibilité empêche l'implantation du parasite.

Bien que différents quant au mécanisme, ces deux phénomènes méritent d'être rapprochés.

ment à la moins grande et trop faible épaisseur des membranes. D'ailleurs, plus encore que la lignification, cette subérisation des parois met un terme à la déperdition de l'eau des couches sous-jacentes.

Nous avons supposé jusqu'ici que la périphérie du fruit était homogène au point de vue structural (épiderme d'abord, liège ensuite). Mais là où le liège est réticulé, avec des intervalles à épiderme persistant accompagné d'un hypoderme plus ou moins net, le développement est un peu différent. Le mycélium, dans ces régions s'étend aisément de la couche cuticulaire dans les membranes épidermiques verticales et de là dans les membranes sous-jacentes épaissies et cutinisées. Il en résulte la formation d'amas stromatiques au sein desquels on retrouve longtemps les débris des cellules originelles (1). Bien souvent l'aspect aranéiforme des taches est dû à cette particularité que les régions non liégeuses sont particulièrement favorables à l'évolution du thalle.

La plante réagira en tendant à former du liège à une certaine distance du mycélium, mais bien souvent la réaction ne sera pas assez rapide pour empêcher ces amas stromatiques de s'étendre latéralement et précisément au-dessous du liège normal dont la différenciation hâtive est capable d'amener l'avortement du mycélium logé dans la cuticule correspondante. A partir de ce moment, la marche sera la même que lors de la traversée du liège en voie de différenciation.

Il importait de faire cette remarque, car en réalité cette traversée est bien moins fréquente qu'on ne serait tenté de le croire au premier abord.

Ajoutons enfin que le mycélium désormais développé en lame au-dessous du liège normal, et cela quelle ne soit son origine, pourra gagner de nouvelles régions non liégeuses et former là de nouveaux amas stromatiques dont le développement sera dès lors centrifuge au lieu de centripète comme précédemment. On conçoit aussi que ce développement puisse être à la fois centrifuge et centripète, le mycélium venant des côtés, par dessous, allant à la rencontre du mycélium de surface qui lui cherche à pénétrer.

Quoiqu'il en soit, si la réaction méragogne peut être nulle, si la cicatrisation peut ne pas se faire autrement que par la dessiccation des couches superficielles avec modification chimique des éléments les plus profonds (fig. 3, pl. XXVII), dans la plupart des cas une couche de liège morphologiquement et

(1) Il ne faut pas confondre avec le clivage de la membrane cellulosique de l'épiderme normal ou même sa destruction plus ou moins complète (fig. 2, 3, pl. XXVI).

chimiquement différenciée tend à se former à une profondeur plus ou moins grande au dessous du parenchyme mycélien.

Chez les variétés à chair molle, là où les cellules scléreuses n'apparaissent que profondément, le liège peut aisément se différencier. La fig. 1, pl. XXVI, en représente un exemple particulièrement instructif. Le liège s'y présente sous la forme d'arcs à concavité interne, chacun d'eux correspondant à une poussée mycélienne. Sur les bords de la coupe, c'est à dire sur toute la périphérie de la lache, le liège normal ne s'est pas encore formé et le liège de défense se montre séparé de l'épiderme par une zone non modifiée qui laisse le champ libre au parasite. En raison de son épaisseur plus grande que chez la pomme, en raison aussi de sa constitution (cercles successifs se développant du centre à la périphérie et ne se raccordant qu'assez tard) il n'est pas rare d'assister à des ruptures provoquées par le rapide accroissement des tissus internes.

Lorsque la réaction doit s'opérer dans la région à ilot scléreux, que la sclérification débute près de la surface, ou que le mycélium gagne rapidement en profondeur, on observe nécessairement une très grande irrégularité dans la construction de la digue protectrice.

Le méristème subéreux ne saurait évidemment se manifester que dans les régions interscléreuses p (fig. 1, pl. XXVII). Or comme ces ilots scléreux sont habituellement très irréguliers, il s'ensuit que le liège, au lieu de former une bande continue, se présentera constitué par une série de lames irrégulières différenciées à des niveaux variables. C'est qu'en effet la vitalité des parenchymes diminue à mesure qu'on pénètre plus avant à l'intérieur du fruit ; il s'ensuit que la différenciation des différentes bandes de liège ne s'effectue pas simultanément en tous les points, de telle sorte qu'il reste entre ces bandes p des intervalles i par lesquels le mycélium pourra continuer à progresser, par lesquels aussi le fruit sera exposé à se dessécher de façon purement physique. Mais la tendance à la dessiccation des cellules occupant ces intervalles i aura bientôt pour résultat d'en provoquer la modification chimique des membranes. Cette modification consiste toujours en une énergique subérisation interne des parois (fig. 2, pl. XXVII), la lignification préalable si prononcée chez la pomme étant souvent faible. Conséquence forcée, les cellules meurent, devenant ainsi inattaquables par le parasite, en même temps qu'une barrière efficace se trouve désormais opposée à la déperdition de l'eau des éléments sous-jacents.

C'est donc par des cellules d'abord plus ou moins lignifiées, puis intérieurement subérifiées, que se trouvent reliées entre elles les irrégulières bandes de liège interscléreuses. Les cellules scléreuses elles-mêmes quoiqu'originellement lignifiées, las-

sent fréquemment la portion interne de leur épaisse membrane se subérifier (1), ce qui vient compléter la digue. Cela ne se constate guère cependant qu'à l'extrême périphérie, chez les sclérites jeunes qui augmentent en nombre à mesure que le volume du fruit augmente. Il faut ajouter que par suite de l'épuisement en principes nutritifs et surtout en eau, il est tout naturel d'observer un retard dans la différenciation de ces sclérites. La fig. 3, (pl. XXVII) en montre précisément un exemple. Les groupes de cellules A et B avaient commencé à épaissir les membranes, à subir la différenciation nacréée qui précède la sclérification proprement dite. La subérification du parenchyme sous-jacent conduit nécessairement à leur mort en pleine évolution, par suite de la rupture de communication d'avec les éléments profonds (2).

Sur les bords des taches aussi, au contact immédiat du liège périphérique normal *n* (fig. 1 pl. XXV) il n'est pas rare de voir le liège de réaction remplacé par la simple subérification interne du parenchyme qui dans son rôle de raccord remplace la lignification intercellulaire notée chez la Pomme. La raison en est la même ; la plante court au plus pressé quant au mode de réaction ; les éléments cellulaires tendant à se dessécher, trop peu vivants pour subir le cloisonnement nécessaire à la constitution du liège, se transforment d'une façon purement chimique.

Quoique plus rapide d'ailleurs, cette transformation n'en demande pas moins un certain temps pour s'accomplir. Lorsque le mycélium est très actif, le raccordement du premier liège de réaction *p* avec le liège normal *n* ne peut pas se faire assez vite pour l'arrêter dans sa marche. Une couronne d'éléments parenchymateux non modifiés se constate alors immédiatement autour du liège normal *n* en dedans de la tache. C'est dans cette région que le parasite s'étend ; c'est même là qu'il concentre son activité pour agrandir son champ d'action, si sur le restant de la tache la digue subéreuse mixte limite désormais sa pénétration verticale.

La ligno-subérification des membranes nous apparaît donc bien comme un moyen de réaction utilisé par la plante dans les cas urgents. Les exemples cités montrent bien que cette modi-

(1) Une modification analogue a été signalée par Tison chez le *Menispermum canadense* (op. cit. pl. IV, fig. 75).

(2) Par contre, dans les tissus périphériques bien protégés par différenciation de liège, on peut voir, sur les fruits âgés, que les cellules scléreuses sont plus abondantes en face des plages tavelées qu'ailleurs : les poires sont devenues plus pierreuses.

Cette hypersclérification porte tantôt sur les éléments anciens de la pulpe, tantôt sur les éléments secondaires issus du fonctionnement du méristème subéreux, tantôt sur les deux.

Les éléments parenchymateux anciens peuvent aussi épaissir leurs membranes sans que la lignification s'ensuive forcément.

cation chimique est le résultat d'un dessèchement des cellules qui sont pour cela même rendues incapables de redevenir jeunes, de se cloisonner. Grâce à cet abri, le tissu sous-jacent est protégé contre les risques de cette même dessiccation et c'est à lui qu'est dévolu le rôle vraiment cicatriciel. Ce n'est qu'au-dessous des éléments simplement modifiés dans leur composition chimique que le liège est capable de se différencier.

Nous citerons encore un fait qui vient à l'appui de cette manière de voir.

Le mycélium, nous l'avons vu, est capable de traverser la couche de liège périphérique, cela bien entendu avant que les éléments de ce liège morphologiquement différenciée n'aient subi l'imprégnation subéreuse. Une couche de mycélium très épaisse parfois, va désormais se former au-dessous de ce liège en train de se subériser graduellement. Ce mycélium bientôt associé en pseudo-parenchyme va tendre alors à se développer dans deux directions verticales opposées, de haut en bas pour assurer la nutrition de l'ensemble du thalle, de bas en haut pour repousser le liège et fructifier par exposition à l'air après rupture de l'obstacle, mais le liège s'est peu à peu complété dans l'ordre chimique ; bien subérisé, il est devenu désormais plus difficile à rompre. Le mycélium sous-jacent n'en sera que plus porté à pénétrer verticalement jusqu'au moment où une nouvelle bande de liège viendra l'arrêter en amenant la mort de toute la portion de tissus extérieure à lui.

Ce nouveau liège formera une lame horizontale et continue si le pseudoparenchyme qui a présidé à sa différenciation forme lui-même une strate à peu près régulière. Mais qu'en un point, le mycélium trouve plus facilement à pénétrer qu'en d'autres — ces plages plus particulièrement vulnérables existent bien, puisque nous nous trouvons dans une région à parenchyme différencié par place en sclérites — un pointement pseudo-parenchymateux, véritable *coin de pénétration*, ne tardera pas à suivre les sommets de mycélium avant coureurs. C'est précisément un de ces coins de pénétration que nous avons représenté fig. 4 pl. XXV.

La lame de liège II qui est le résultat de l'activité du stroma général d'où est issu le coin *My* se trouve interrompue en face de lui. Elle est remplacée dans cette région par un liège purement chimique, par des cellules simplement subérisées dans leur membrane. De pareils éléments se montrent d'ailleurs souvent sur les flancs du coin — on en voit quelques unes à droite de la figure — et le même phénomène de subérisation se poursuit plus avant, bien au-delà de la lame de liège, au-dessous du méristème qui lui a donné naissance. Il s'agit donc bien là d'une plus grande intensité d'action du parasite. D'ailleurs un vérita-

ble liège, morphologique et chimique, pourra se différencier plus bas, sous la forme d'un arc tendant à se raccorder avec la lame supérieure primitivement formée.

On voit donc que ce développement des coins de pénétration est encore une cause d'irrégularité de la cuirasse protectrice destinée à remplacer la cuirasse normale épidermique parfois, plus souvent liégeuse. Chez la Pomme, en dehors de toute autre considération, la texture homogène du fruit permet une sorte de régénération physiologique de l'épiderme, puisque cet épiderme est susceptible d'être remplacé par une lame de liège régulière et continue. Chez la poire au contraire, l'hétérogénéité des tissus ne permet que la différenciation locale d'irréguliers méristèmes remplacés ailleurs par une simple modification chimique des cellules intéressées. On conçoit que ces transformations de parenchymes parsemés d'éléments scléreux s'accomplissant à l'état de jeunesse, le manque de parallélisme dans l'évolution des éléments périphériques qui en est la conséquence entraîne des ruptures fréquentes dans la cuirasse cicatricielle, sous l'effet de la pression exercée par les éléments sous-jacents, et qu'alors des phénomènes morbides nouveaux puissent apparaître et aggraver le mal d'abord provoqué, sinon causé, par le *Fusicladium pyrinum*. Nous avons parlé des chances de décomposition du fruit sous l'effet de la pénétration par les surfaces de rupture de champignons et de bactéries, comme nous l'avons déjà dit à propos de la Tavelure des Pommes.

Les fentes produites tendent, il est vrai, à se recouvrir d'une lame de tissus lignosubérisés, comme dans tous les cas d'exposition à l'air, mais comme cette modification demande un certain temps pour s'accomplir, comme la dislocation se produit de préférence par les temps humides, l'accumulation d'eau dans les éléments de la pulpe augmentant la pression centrifuge, comme d'autre part l'humidité est défavorable à l'incrustation des membranes et inversement favorable au développement des agents de décomposition, on conçoit que cet épiphénomène qu'est le crevassement puisse être plus important que le parasitisme.

Il est encore un détail important à noter.

Sur des coupes traitées par le soudan, après éclaircissage par l'Eau de Javel pour mettre la subérification bien en évidence, on voit, de préférence au dessous des coins de pénétration (fig. 4, pl. XXV) une accumulation de gouttelettes grassesuses *g* (1) dans les cellules de la périphérie du coin comme dans les éléments des hyphes d'ailleurs. Ces gouttelettes disparaissent avec l'âge des cellules à pourtour interne bien subérisé.

(1) On sait depuis les observations de Daddi. (*Arch. Ital. de Biologie* 1896) faites sur des tissus animaux il est vrai, que le soudan est l'un des meilleurs réactifs des matières grasses.

En outre, dans la Tavelure de la Pomme, nous avons vu que le réactif de Schiff colorait des globules épars à l'intérieur des cellules mycéliennes. La réaction est encore plus générale dans la Tavelure de la Poire. Ce sont ces mêmes globules que fixent le soudan, surtout après action de l'Eau de Javel.

D'autre part, dans la Poire, la même réaction se produit souvent (pas toujours) à l'intérieur des cellules subérisées ; la pellicule interne subérisée, colorable par le soudan, se teint en violet par le Schiff (1).

Cette concordance de coloration nous porte à admettre : 1° que la subérine est une substance de la nature des graisses, ce qui est conforme aux résultats des analyses de Kugler et Gilson, 2° que la subérisation débute par une dégénérescence grasseuse du contenu cellulaire.

Mais il y a aussi concordance de coloration par le Schiff et le soudan dans la portion profonde de la cuticule (couche cuticulaire). Ainsi que l'admettaient Frémy et Urbain, la cutine semblerait donc avoir également pour base des combinaisons grasses.

Mais si le soudan colore l'ensemble de la cuticule, le Schiff ne teint que la partie la plus profonde. Cette dernière réaction est-elle masquée par d'autres substances ou les principes aldéhydiques que semble déceler le Schiff font-ils défaut du côté libre ? (2) Cette dernière hypothèse paraît d'autant plus plausible que, sous l'action des filaments mycéliens, la couleur violette peut s'atténuer et même disparaître. En outre, dans la Poire, si la coloration est très intense sur l'épiderme normal, elle n'est plus visible après différenciation du liège également normal, alors que la réaction du soudan persiste. La formation de liège intervient dès lors comme le parasitisme.

1° Le réactif de Schiff décele donc bien des substances autres que le soudan ;

2° Ces substances existent dans les matières grasses, la subérine et la cutine ;

3° Par traitement aux alcalis, Kugler a isolé de la subérine des acides gras et notamment l'*acide stéarique* ; Frémy et Urbain ont de même isolé l'*acide stéarocutique* de la cutine. Connaissant l'existence d'aldéhydes supérieurs (*stéarique, palmitique*) on est en droit de se demander si la réaction de Schiff ne s'applique pas à ces substances ;

4° Les substances aldéhydiques peuvent se libérer de la cutine sous l'effet du parasitisme et même du rajeunissement tissulaire.

(1) La teinte peut même s'étendre dans l'épaisseur de la membrane cellulosique (non colorable par le soudan).

(2) On ne peut pas reprocher au Schiff un manque de sensibilité puisqu'il peut agir sur les membranes (cellulosiques) dont la pellicule limitante seule fixe le soudan.

§ 5. — ÉTUDE DE LA TAVELURE DANS LA TIGE.

A. POIRIER (pl. XXVIII à XXX et fig. 15 à 24)

Comme toujours, le début du thalle s'effectue au-dessous de la cuticule (fig. 1, a, pl. XXVIII). Il peut se faire que le mycélium reste toujours dans cette situation quasisuperficielle. C'est ce qui peut se produire lorsque le liège se forme rapidement, à un moment où se trouve très réduite l'activité du parasite, de préférence du côté ensoleillé, puisque les formations péridermiques qui débutent par cloisonnement tangentiel de l'épiderme, apparaissent bien plus tôt de ce côté.

Mais la plupart du temps, le mycélium ne reste pas longtemps niché dans la membrane externe des cellules épidermiques ; il ne tarde pas à gagner la profondeur des tissus corticaux suivant le processus que nous avons déjà étudié à propos du fruit. La première pénétration s'effectue habituellement avant la formation du périderme, mais il arrive souvent aussi qu'elle s'exerce pendant cette formation, à un moment où les éléments du liège peu ou pas chimiquement modifiés sont encore facilement dissociables.

Dans le premier cas, la pénétration du mycélium aura pour résultat de retarder la différenciation du liège normal, de provoquer une grande irrégularité dans la division des cellules épidermiques (fig. 2) qui peuvent même se dessécher sans cloisonnement. Mais il va sans dire que le liège de réaction apparaîtra plus bas, dans la profondeur de l'écorce collenchymateuse externe, comme nous le verrons plus loin.

Dans le deuxième cas, le liège normal sera simplement traversé, après quoi le mycélium tendra à se développer horizontalement au-dessous de lui (fig. 3) plutôt que de continuer à progresser dans le sens vertical.

La subérisation des membranes s'effectuant progressivement à partir du jour où le liège s'est morphologiquement différencié, les cellules superficielles d'origine épidermique, la plus superficielle surtout, se trouvent rapidement apauvries. La pénétration du mycélium devient alors une nécessité pour le parasite qui sans cela se trouverait bientôt exposé à la mort par épuisement du milieu. Il y a encore une raison à cela, raison qui découle de la première d'ailleurs, c'est que la vulnérabilité des membranes s'affaiblit progressivement. Il se passe en somme quelque chose d'analogue à ce que l'on constate dans le développement des racines dans un sol qui s'assèche progressivement, mais dans les couches superficielles seulement. Ces racines se trouvent en quelque sorte attirées par l'humidité du sous-sol : elles se

dirigent rapidement vers les couches inférieures où elles trouveront un milieu favorable à leur développement. Le mycélium d'abord superficiel se dirige de même vers les régions profondes de l'écorce où abondent, plus que désormais à la surface, les principes indispensables à son évolution. Que cet épuisement des couches superficielles se produise de bonne heure, que ces modifications de l'épiderme s'accomplissent tôt, peu après la germination de la spore, la pénétration pourra se faire si vite que la portion sous-cuticulaire du thalle soit extrêmement réduite. Elle pourra être si réduite que beaucoup de coupes sérieées seront nécessaires pour l'apercevoir ; à première vue, sur beaucoup de coupes le thalle pourra paraître entièrement localisé au-dessous du liège (fig. 3.)

Il est à retenir dès maintenant que la rapidité de formation de ce liège normal périphérique peut avoir pour résultat ou bien d'empêcher la pénétration ou bien au contraire de la favoriser, de la déterminer même au moins en partie ; cela suivant le degré dans cette rapidité de différenciation, suivant aussi l'activité vitale du mycélium. Comme quoi une même cause peut, en apparence du moins, produire des résultats opposés.

Quoiqu'il en soit, dans un cas comme dans l'autre, le mycélium est arrivé dans l'écorce au-dessous de l'épiderme ou au-dessous du liège. Progressant toujours à l'intérieur des membranes (1) son extension sera rendue irrégulière par suite de la présence des méats au sein desquels il s'accumule momentanément pour y former de véritables nodules pseudoparenchymateux (fig. 2) dont l'agrandissement progressif aura pour résultat la compression, puis la dislocation des cellules voisines. Ces nodules pourraient être comparés assez exactement aux corps miliaires des rhizoctones ; des ramifications ne tardent pas à en sortir pour pénétrer plus avant, et surtout pour étendre horizontalement le thalle du parasite. Ces nodules se réuniront d'ailleurs peu à peu et d'une façon plus ou moins complète, de façon à constituer d'épaisses lames ou de gros mais irréguliers amas de pseudoparenchyme emprisonnant dans leur masse les cellules corticales désagrégées (fig. 5). Ces amas tendront naturellement à se concentrer dans les régions de plus facile dislocation et ils ne tarderont pas à rompre les couches extérieures à la façon du mycélium sous-cuticulaire (fig. 4) pour devenir sporifères par leur surface libre (fig. 3, 5, 7). Ces cellules extérieures

(1) Et non à l'intérieur des cellules comme le disent Prillieux et Delacroix : « Le *Fusicladium pyrinum* n'attaque pas seulement les feuilles : il se rencontre aussi sur les branches : le mycélium pénètre l'écorce ; ses hyphes traversent les parois des cellules du parenchyme qui ne tardent pas à être tuées et plus ou moins dissociées », loc. cit.

Sur la spermogonie du *Fusicladium pyrinum*, in Bull. soc. mycol. t. IX, 1893, p. 268).

sont devenues du liège à ce moment, au moins dans la plupart des cas ; mais comme toujours la subérification n'est que progressive et il peut se faire qu'elle ne soit pas complète au moment de la poussée sporifère. C'est ce qui explique pourquoi on peut voir dans quelques cas, rares il est vrai, des conidiophores isolés ou groupés en nombre restreint se dégager des tissus par corrosion de la lamelle moyenne des cloisons verticales du liège (fig. 6, b b' et 7 b).

L'inverse se trouve plus souvent réalisé, c'est-à-dire que non seulement le liège a très rapidement perdu cette vulnérabilité des membranes, mais ses éléments constitutants sont unis entre eux d'une façon si intimé que la rupture locale, sur une surface réduite, sous l'effet de la poussée des paquets de stroma sous-jacent (fig. 3, 5, 7), se trouve être devenue impossible. Le liège ne peut souvent plus se détacher qu'en grandes lames, ou plutôt le développement du pseudoparenchyme sous-jacent n'est plus capable que d'en provoquer le décollement local. De larges masses de stroma s'unissent alors pour le soulever en dôme sur une surface parfois considérable, après quoi la rupture se produira souvent d'elle-même, simple effet de la dessiccation progressive de cet abri. Au-dessous du dôme, le stroma aura toute facilité de développement centrifuge pour produire les conidiophores. A l'œil nu, ces régions se révéleront par l'aspect de pustules peu à peu crevassées dont le rameau pourra être recouvert. L'abri protecteur du stroma se détachant par larges écailles, la partie malade se montrera irrégulièrement bombée et noirâtre, en raison de l'irrégularité de développement du pseudoparenchyme et de l'accumulation des spores à la surface. La planche XXIX représente l'un de ces ensembles.

Qu'il y ait ou non développement du liège normal ou que ce liège soit finalement rejeté à l'extérieur par suite de la poussée des stromas fructifères, la tige se trouve être désormais dépourvue de protection. Pendant que le mycélium cherchera à pénétrer plus avant, tout en s'étendant horizontalement, épuisant ainsi les tissus corticaux, ceux-ci se trouvent exposés à la dessiccation. Cette tendance à la dessiccation jointe à l'excitation produite par le parasite, deux causes qui ne paraissent d'ailleurs en former qu'une, aura pour résultante la formation d'une nouvelle digue.

Il arrive que la réaction se manifeste de très bonne heure, sur les éléments placés immédiatement au-dessous du liège épidermique ou épidermo-cortical. Le pseudoparenchyme ne formera dès lors qu'une lame différenciée localement en nodules fructifères (fig. 3 et 7, pl. XXVIII). Au-dessous d'elle les éléments corticaux se cloisonnent tangentiellement pour se modifier rapidement dans la composition chimique des membranes. Un véritable liège, liège subéreux ou ligno-subéreux, peut alors ap-

paraître qui se raccordera vite avec le liège périphérique, venant ainsi singulièrement accroître la résistance du tissu.

Mais la plupart du temps la vitalité du mycélium sera assez intense, la force de pénétration assez grande pour empêcher la constitution rapide de cette barrière quasisuperficielle ; le parasite pourra pénétrer bien plus avant dans le parenchyme cortical et conséquemment la réaction ne pourra s'opérer que très bas.

D'ailleurs, dès que le premier liège (liège normal) a été disloqué par le mycélium dans la poussée verticale du début, il n'est pas rare de le voir progresser rapidement en profondeur plutôt que de s'essayer à l'extension dans le sens tangentiel, bien que cependant la tendance à la constitution de strates horizontales soit l'un des caactères du parasite.

Dans certains cas, en effet, la réaction s'opère de préférence sur les côtés de ce que nous avons déjà appelé le coin de pénétration. C'est ce que l'on constate, par exemple, dans les lambourdes, rameaux charnus à liège tardif, mais particulièrement épais (*fig. 18*). L'épaisseur du liège augmente sur le pour-

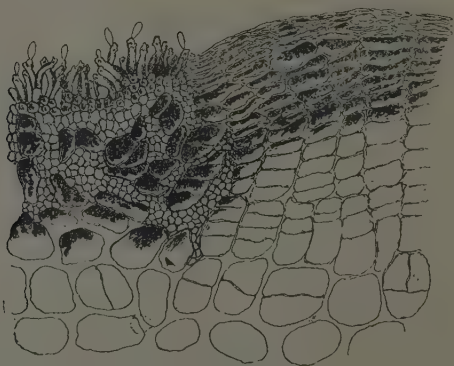


FIG. 18. — Lambourde de poirier logeant une grosse masse mycélienne

tour du pseudoparenchyme en voie de pénétration, le mycélium n'en est que plus énergiquement incité à pénétrer verticalement. Ce n'est qu'après avoir dépassé le niveau de subérification du liège, que la tendance à l'expansion horizontale reprendra le dessus et viendra l'emporter sur la pénétration verticale.

Ces cas ne se présentent en somme que comme des variantes d'un mode unique de développement.

Le mycélium tend avant tout à se développer horizontalement ; il provoque la formation d'une digue. Que cette digue présente des points faibles, il la traversera pour s'étendre de

nouveau horizontalement au-dessous d'elle et ainsi de suite. Et il effectuera précisément cette première traversée de la digue, parce que sa formation amène l'épuisement de la région superficielle primitivement occupée par lui. En d'autres termes, quelque paradoxal que cela puisse paraître, la défense est en même temps une cause d'extension.

Le mycélium soutirant aux cellules superficielles les principes nécessaires à son développement, la récupération est nécessairement obligée de se faire sous peine de mort à brève échéance des éléments directement intéressés. Cette récupération ne saurait s'accomplir autrement que par un afflux des principes en réserve dans le restant de la tige ; un excédent reste à la disposition des cellules voisines du point parasité, d'où hypertrophie des parenchymes, formation des pustules déjà visibles à l'œil nu au début de leur développement et dont nous avons représenté quelques exemples par les *fig. 19* (I, II, III) et 1 (pl. XXX).

Nous venons de parler de formation de digues successives. Etudions d'un peu près cette succession en nous reportant aux figures précitées.

La *fig. I* représente la coupe de deux pustules devenues confluentes. Chaque invasion a d'abord produit une hypertrophie du parenchyme, puis une digue subéreuse s'est formée très bas. Un arc de liège régulier dans la pustule de droite, irrégulier dans la pustule de gauche s'est formé pour opposer une barrière à l'envahissement de l'écorce par le parasite. Les deux arcs qui partent chacun du liège périphérique, à droite et à gauche de la coupe se sont réunis au centre. Comme toujours, non seulement le parasite a été arrêté, mais tous les tissus extérieurs au liège ont été tués, simple conséquence de son imperméabilité ; ils sont en train de se détacher.

Dans la *fig II* au contraire les deux arcs chevauchent au centre, dans la région A, au lieu de se juxtaposer, de se réunir bout à bout. Dans la pustule de gauche, la plus ancienne, le liège périphérique s'est détaché, entraînant avec lui une portion des tissus mortifiés sous-jacents. L'hypertrophie de la région droite s'étant effectuée postérieurement à la défense de la région de gauche, il en est résulté une poussée en direction centrifuge qui a provoqué le décollement au point de réunion du liège normal. Cette dislocation est d'ailleurs facilitée par la marche même de la différenciation du tissu de défense. Il est évident que cette différenciation tant morphologique que chimique débute par le centre, pour rayonner tout autour dans le sens tangentiel. Les cellules de raccord étant les dernières modifiées, il est clair que la dislocation doit être plus facile dans cette région ; elle est d'ailleurs facilitée par la moins grande épaisseur des tissus extérieurs qui se réduisent finalement à 0,

Quelle va être la conséquence de cette tendance à la dislocation des éléments du raccord ? La *fig. 11* (19) et la *fig. 20* qui en

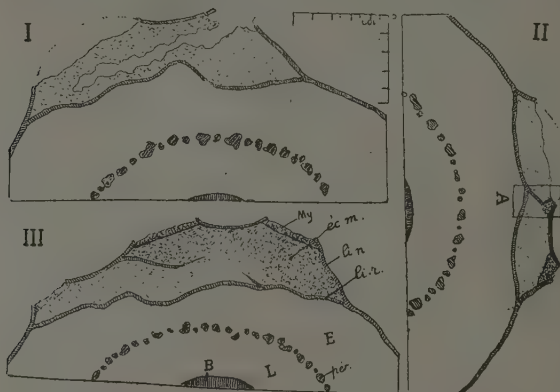


FIG. 19. — I, II, III, Coupes transversales de rameaux de poirier tavelés
My., Mycélium; *éc. m.*, écorce morte; *li. n.*, liège normal; *li. r.*, liège de réaction; *E.*, écorce; *pér.*, péricycle; *L.*, liber; *B.*, bois. Sur II, *A.*, portion représentée grossie dans les *fig. 20* et *21*.

représente la portion *A* grossie mais retournée dans la préparation le montrent nettement. La *fig. 21* qui représente à son

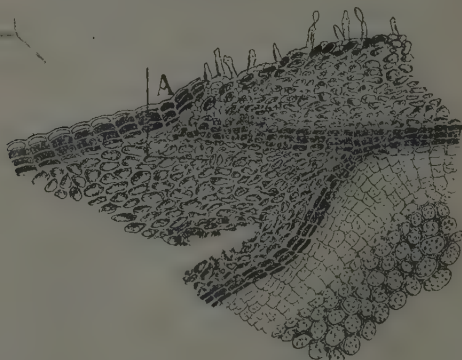


FIG. 20. — Coupe transversale d'un rameau de poirier tavelé, correspondant à la portion *A* retournée de la *fig. 19*.

tour, à un très fort grossissement, la portion *A* de la *fig. 20* ou plutôt d'une coupe très voisine le montre plus clairement encore.

Le mycélium accumulé dans les couches superficielles va profiter du chemin ainsi préparé ; il s'y engage pour reprendre sa marche interrompue au dessous du liège normal (li, *fig. 21*) en même temps qu'au dessous du liège de réaction (lip.), cela jusqu'au moment où il sera arrêté par l'épuisement du milieu, par la dessiccation des tissus sous l'effet de la différenciation du liège de la deuxième pustule.

Nous devons ajouter d'ailleurs que, nous l'avons déjà vu en

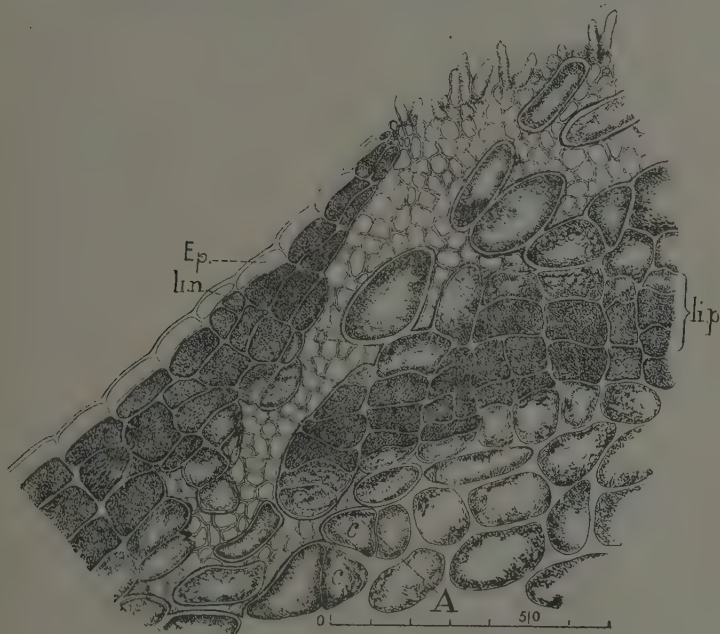


FIG. 21. — Portion A grossie de la fig. 20.

maintes circonstances, toujours en raison de cette différenciation centrifuge du liège de protection, la dslocation du raccord peut souvent s'effectuer par le mycélium lui-même qui agrandit ainsi son champ d'action tout en provoquant la formation d'arcs successifs de liège venant se raccorder ou tendant à venir se raccorder les uns avec les autres.

Théoriquement donc, le thalle du parasite peut arriver à faire le tour complet de la tige (voir schéma, *fig. 22*) ; c'est ce que l'on constate assez souvent, mais on conçoit que le parallélisme entre la force expansive du parasite et la force de réaction

des tissus parasités puisse être rompue, ou plutôt que l'avantage qui se trouvait tout d'abord du côté du parasite puisse venir à tourner du côté de l'hôte. Le raccord du liège de réaction avec le liège de protection normale s'effectuera alors d'une manière parfaite et le thalle sera arrêté dans sa marche envahissante.

Ce résultat est atteint après deux tentatives dans la *fig. I et II* (19), après trois dans la *fig. III*, après un bien plus grand nombre dans la *fig. 1*, pl. XXX, qui demande à être étudiée de près.

1° La couche générale de liège de défense, et il en est de même pour quelques unes des couches partielles qui l'ont précédée, se montre convexe au lieu de concave. Et cependant, les lames liégeuses à différenciation successive se trouvaient tout d'abord avoir la forme de verre de montre, à concavité centrale ou interne.

Point n'est besoin de faire remarquer que la couche générale résultant de la juxtaposition de ces divers éléments doit forcée-



FIG. 22. — Schéma de l'extension périphérique du *Fusicladium pyrinum* sur la tige de poirier.

ment avoir dans l'ensemble une allure générale inverse de celle de chacun d'eux pris isolément. Mais chacune des couches élémentaires tend à changer de forme sous l'effet de la poussée radiale exercée par les tissus sous-jacents en voie d'accroissement. Le champignon intervient en effet à un moment où la vitalité des tissus corticaux est grande ; c'est un parasite de jeunesse qui peut gêner mais non empêcher l'évolution du rameau.

Ce qui est vrai pour les assises subéreuses partielles l'est a fortiori pour l'assise générale qui en est la résultante. Le méristème subéreux cesse bientôt de fonctionner dans le premier cas, arrêté qu'il est par la couche sous-jacente de liège. Lorsqu'au contraire le liège général de défense s'est constitué, la tige se trouve désormais protégée, le méristème fonctionnant tout comme le méristème normal, plus énergiquement même, de façon à épaissir le liège extérieurement tout en formant de l'écorce secondaire du côté opposé. En d'autres termes, le périderme normal, subérocortical si l'on veut, se continuera dans la région malade, en y acquérant même une plus grande épaisseur ; dans les couches successives et partielles de défense temporaire, ce périderme tend, au contraire, à être entièrement subéreux, uni-

latéral si l'on veut. Et ce sont précisément les éléments internes de ce périoderme qui en s'agrandissant pour se différencier en parenchyme cortical secondaire, viendront régulariser la couche subéreuse limitante. Cette dernière à son tour refoulera les tissus extérieurs à elle, dont elle provoque, plus encore que le parasite, la mort par dessiccation. Ces tissus sont plus ou moins épais en même temps que plus ou moins hétérogènes puisqu'ils se trouvent découpés en irrégulières strates par les arcs subéreux. Cette hétérogénéité coïncidant avec une très grande différence dans l'élasticité des membranes et leur capacité d'absorption vis à vis de l'eau de pluie, il s'ensuit la production fréquente de crevasses dirigées dans tous les sens ; il y aurait au contraire exfoliation progressive, comme dans les tiges saines, si les tissus mortifiés étaient homogènes et partout de même épaisseur.

2° On peut voir comme à l'extérieur et au voisinage immédiat de la portion délimitée A (fig. 1, pl. XXX) deux arcs subéreux inverses et réunis de façon à délimiter un espace désormais enveloppé de liège. C'est là un dispositif qui implique un surcroît d'activité mycélienne au moment de la différenciation du tissu de défense. Sous l'effet de la constitution de la ligne de défense L (fig. 23) l'activité du mycélium My se trouve reportée vers les raccords R, de cette ligne avec le liège normal ou de première

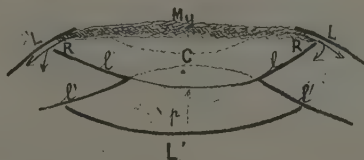


FIG. 23. — Schéma de la réaction défensive dans un rameau de poirier.

défense L. La pénétration dans la région de raccord R se fait alors comme nous l'avons vu précédemment. De nouvelles lames de liège L' se forment qui arrêteront le mycélium dans sa marche en même temps que tendront à s'épaissir les portions L situées dans les régions d'activité maximum. On conçoit dès lors que l'activité mycélienne puisse se reporter dans la région centrale C ; d'ailleurs c'est dans cette région que les tissus extérieurs vont être rompus de façon à permettre aux conidiophores de se développer ; les tissus inférieurs vont tendre pour ces deux raisons réunies à se dessécher, d'où surcroît d'excitation phellagogue. La portion centrale de la digue l pourra alors ne pas être suffisante à arrêter l'excitant au passage ; l'épaisseur pourra être trop faible — C'est bien le cas dans la fig. 1 — les membranes pouvant ne pas avoir terminé à ce moment leur différenciation chimique. Il en résultera la formation

aux dépens des tissus sous-jacents d'une nouvelle couche de liège *L'* se raccordant avec *L*. Il se sera constitué une poche subéreuse *p* dont les éléments cellulotiques internes pourront continuer à grossir pendant un certain temps, de façon à refouler en dôme la première couche *L*.

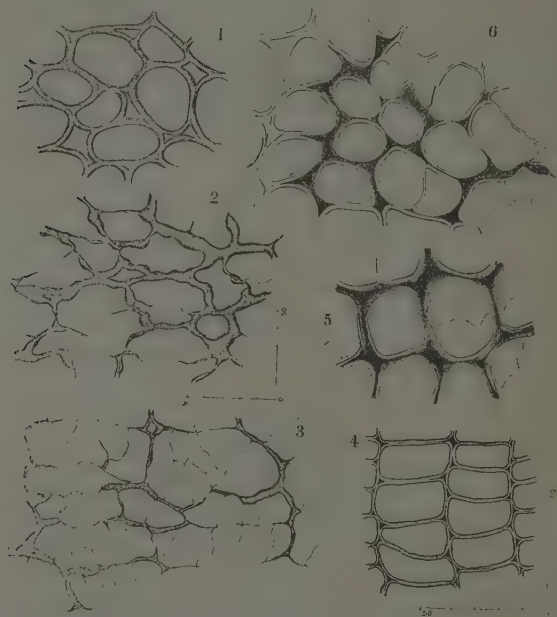


FIG. 24. — Variations cellulaires dans un rameau de poirier tavelé.

1. — Cellules collenchymateuses saines.
2. — — — — — affaissées (immédiatement au-dessous du mycélium).
3. — Cellules collenchymateuses cloisonnées après étirement (elles donneront naissance au liège).
4. — Portion de liège très grossie.
5. — Lignification des cellules collenchymateuses extérieures au liège.
6. — Lignification des cellules de la région inférieure au liège (région *b* de la fig. 2, pl. XXX).

3° Comme dans la Pomme, moins régulièrement cependant, pas nécessairement dans tous les cas, la lignification précède la formation du liège, même dans le cas particulier que nous venons d'examiner. La figure 2, pl. XXX qui représente fortement grossie la portion A de la fig. 1 montre nettement l'ensemble de la réaction opposée par le parenchyme cortical à

l'envahissement par le thalle du parasite aussi bien qu'au dessèchement provoqué par la rupture de la cuirasse protectrice normale.

Les cellules directement intéressées par le parasite meurent bientôt, qu'elles soient laissées en place ou qu'au contraire elles soient progressivement disloquées et finalement incluses dans le pseudoparenchyme. Le liège qui se forme au-dessous par étirement radial, puis cloisonnement tangentiel des cellules collenchymateuses hâte encore leur mort, et bientôt les tissus mortifiés s'affaissent pour constituer une bande brune parfois très épaisse (pl. XXIX).

Les cellules profondes, immédiatement superposées au liège (*a*, fig. 2, pl. XXX) sont habituellement lignifiées. Comme toujours, cette lignification est progressive et débute par la lamelle moyenne, avec une tendance naturelle à s'accroître sur le pourtour des méats (5, fig. 24). Les cellules lignifiées sont de temps à autre pourvues de minces cloisons tangentielles, indice d'un essai de réaction morphologique, mais cette différenciation n'est jamais poussée bien loin. C'est cependant la première tentative de réaction ; on en a la preuve dans ce fait que plus près du thalle, les cellules corticales non lignifiées tendent aussi à se cloisonner tangentiellement après s'être agrandies de façon à réduire les méats (comparer 2 fig. 24 à 1 qui représente les cellules correspondantes d'une région saine). Ce cloisonnement ne saurait être poussé bien loin, non seulement parce que la nutrition du parasite conduit à l'épuisement progressif des éléments inférieurs à lui, mais surtout parce que la lignification des cellules encore plus bas placées tend à supprimer, diminuer dans tous les cas, le passage des liquides, puisqu'elle réduit la perméabilité des membranes.

A ne regarder que les couches superficielles, la lignification complète le parasitisme, la réaction exagère le mal. Mais, en raison toujours de l'imperméabilisation des membranes, la couche lignifiée protège les éléments sous-jacents d'une façon suffisante pour leur permettre de réagir plus vigoureusement. Nous avons parlé de la formation d'une couche de liège li. (fig. 2, pl. XXX).

4° Ce liège est habituellement mixte d'ailleurs ; la lamelle moyenne se montre à peu près régulièrement incrustée de lignine, ce qui augmente sa résistance et diminue encore sa perméabilité (4 fig. 24).

Il n'y a pas lieu d'insister sur le mode de formation de ce liège. La fig. 24 (3), montre nettement cet étirement radial des éléments collenchymateux de l'écorce externe ; un seul d'entre eux suffit souvent et au-delà pour donner le nombre nécessaire de cellules filles. Un excédent restera à l'extérieur et s'exfoliera

avec le reste. Il y aura de même un excédent du côté interne ; les plus extérieures accroîtront le liège, les autres deviendront de l'écorce secondaire qui repassera plus tard à l'état de méristème pour fonctionner à nouveau de la même façon.

Nous avons parlé plus haut d'hypertrophie. C'est d'une véritable hyperplasie qu'il s'agit. La fig. 2 pl. XXX montre encore qu'une notable partie de l'écorce a ressenti les effets de l'excitation superficielle ; le grand étirement des éléments collenchymateux dont nous venons de parler comme phénomène précurseur de la différenciation liégeuse n'est pas autre chose qu'une exagération de cette excitation quasi-générale. La fig. 24 (3) montre à un très fort grossissement comment sous l'effet de cette excitation, les éléments profonds en arrivent à se multiplier, dans le sens tangentiel de préférence, pour en arriver à réduire les méats, à rendre le tissu plus massif, tout en accroissant le nombre des éléments en même temps que la masse totale.

5° Il convient maintenant de noter une nouvelle lignification dans la région hyperplasiée, au voisinage immédiat du méristème subéreux. Comment et pourquoi ces cellules de la région γ fig. 1, = b fig. 2 pl. XXX) en arrivent-elles à s'incruster ainsi de lignine sur le pourtour des méats qui s'effacent à mesure pendant que le phénomène progresse lentement par la lamelle moyenne (fig. 24, 6 (1)). Ce n'est pas là une disposition innée, puisque pareil phénomène ne se constate pas au-delà du liège normal (voir fig. 1 pl. XXX). La transpiration des tissus sous-jacents doit être diminuée et par là même un complément de protection leur est assurée. Mais, pour la même raison, le méristème extérieur à cette région partiellement lignifiée doit se trouver privé d'une partie des liquides sous-jacents indispensables à son évolution.

Que l'on remarque sur la fig. 1 l'épaisseur relativement énorme de ce méristème réactionnel, par rapport à celle du méristème subéro-phellodermique normal. Bien plus que celui-ci donc, ce méristème attire vers lui, vers la périphérie du rameau, les liquides du centre. Le courant centrifuge diminue évidemment d'intensité à mesure qu'on se rapproche du lieu de consommation. Si les éléments les plus voisins, que nous pouvons pour l'instant considérer comme passifs, cèdent proportionnellement plus d'eau et de matières dissoutes que les éléments éloignés, la récupération n'existe évidemment pas et conséquemment ces cellules doivent tendre à se dessécher. N'est-ce pas la raison déterminante de la modification chimique notée.

(1) Lorsque les méats sont assez développés, le phénomène de *combement ligneux* débute par des protubérances ainsi que nous l'avons constaté chez l'olivier.

Elle nous paraît incontestablement être le résultat d'une rupture d'équilibre, elle nous paraît bien produite par la même cause que la lignification et la subérisation des couches plus extérieures, par une trop grande déperdition d'eau.

Mais il s'agirait alors d'un dispositif en somme peu favorable à la protection de la tige et au développement de son écorce secondaire, puisque défavorable à la nutrition du méristème subérophellodermique. Nous y voyons un essai de *rafraîchissement cicatriciel* (1) ; on conçoit la possibilité de différenciation d'un nouveau méristème subéreux à l'abri de la région lignifiée.

B. — POMMIER. (fig. 25 à 29)

Le développement du *Fusicladium dendriticum* dans la tige ressemble beaucoup à celui du *Fusicladium pyrinum*. L'examen comparé des rameaux malades montre cependant à l'œil nu des



FIG. 25. — Début de l'invasion d'un rameau de pommier.

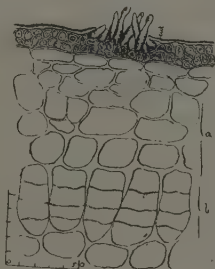


FIG. 26. — Formation profonde du premier liège *b* dans un rameau de pommier tavelé.

caractères qui semblent bien indiquer une marche différente dans l'évolution du thalle des deux espèces.

Un rameau de poirier tavelé ou galeux selon l'expression de Rubens (2), montre dès le début des plages assez étendues en surface, légèrement surélevées, à surface plane ou presque plane, tranchant nettement par leur teinte brune sur le fond vert de l'ensemble. Les tissus se dessèchent peu à peu sur toute l'étendue de ces plages dont les régions superficielles se détachent en écailles : nous avons assez longuement étudié le mécanisme de cette exfoliation.

Le rameau de pommier malade au contraire se reconnaît à son aspect rugueux, l'écorce se trouve comme recouverte d'une série

(1) On peut parfois constater le même phénomène dans le fruit.

(2) Op. cit.

de petits monticules coniques fortement adhérents à elle et dont le sommet se creuse peu à peu d'une sorte de petit cratère à fond brunâtre. L'ensemble du monticule a pris lui-même à ce moment une teinte fauve ou même brune ; de tous petits cratères peuvent continuer à apparaître sur ses flancs qui tendent à se recouvrir d'une série de petites crevasses irrégulièrement circulaires, simples ou ramifiées, remplaçant la formation d'écailles plus haut notées chez le Poirier.

Ces différences sont bien faites pour nous inviter à étudier le développement du thalle du *Fusicladium dendriticum*, en le comparant à celui de l'espèce précédente.

Chez le Pommier, plus souvent encore que chez le Poirier, le mycélium également sous-cuticulaire à l'origine retarde la formation du liège et tend à le faire se différencier plus profondément qu'à l'ordinaire. (*fig. 25 et 26*)

Il peut se faire que ce mycélium se développe très rapidement, que le liège désormais profond (*b*, *fig. 26*) se différencie également de très bonne heure ; ces deux causes isolées ou réunies provoqueront la mort à brève échéance des assises superficielles de l'écorce *a*. La maladie est alors bénigne ; elle peut l'être, on le voit, non pas seulement en raison de la grande puissance de réaction des tissus, mais aussi en raison de son intensité du début. Plus le thalle sous-cuticulaire sera actif, plus le liège se différenciera rapidement et plus les cellules corticales seront vite tuées ; d'où arrêt de développement, le champignon étant incapable de vivre d'une vie saprophytique.

Mais, comme nous l'avons vu chez le Poirier, le mycélium tend avant tout à s'étendre horizontalement ; il n'en est pas moins porté à pénétrer dans les assises superficielles de l'écorce bien vivantes. Que le liège ne puisse pas se différencier chimiquement avec une rapidité et une intensité suffisantes, il pourra lui aussi, comme chez le Poirier, être traversé, de façon à permettre au thalle de se développer au-dessous pour y constituer une strate bientôt pseudoparenchymateuse. Mais en raison de la profondeur plus grande que chez le Poirier de ce premier liège de défense, la traversée devient plus difficile. Le mycélium tend plutôt à s'accumuler dans les membranes et les espaces intercellulaires des couches supérieures *a* ; cela d'autant mieux que plus le liège va se former profondément et plus la différenciation en sera prolongée, ce qui retardera d'autant la dessiccation des cellules corticales extérieures à lui. Le thalle va donc se développer en un épais pseudoparenchyme dans les couches superficielles, mais il va agir en même temps et par ce fait même d'une façon énergique sur les tissus sous-jacents. L'hypertrophie corticale qui résulte de cette excitation va donc être plus grande, si grande souvent que la première tentative

de défense avortera et que la vraie barrière ne se formera que plus bas. Bien que cloisonnés tangentiellement, les éléments *b* d'abord destinés à donner du liège resteront parenchymateux et ils pourront subir les effets du parasite comme les cellules extérieures *a*. La minceur de leurs membranes est cependant peu favorable à l'évolution du parasite qui se contentera de traverser la couche dans les régions les plus favorables pour reprendre sa marche normale au-dessous, en tendant toujours à former des strates horizontales.

Le liège pourra continuer, au moins pendant un certain temps, à poursuivre son évolution, même après le passage du mycélium qu'il se développe maintenant au-dessous de lui. Il pourra même se raccorder d'une façon plus ou moins parfaite avec le liège normal, jamais d'une façon parfaite, puisque le mycélium l'a traversé par dislocation de ses éléments. Bien souvent d'ailleurs, nous avons déjà noté le même fait chez le Poirier, le liège de réaction se forme tout d'abord en face du thalle sous-cuticulaire, de façon à constituer un arc ne rejoignant pas l'épiderme ou le liège normal. Le mycélium a donc toute facilité pour pénétrer par cet intervalle qui lui permet en même temps de s'étendre dans le sens tangentiel. Dans tous les cas, on voit que, avec la pénétration intersubéreuse (entre liège normal et liège de réaction) comme avec la pénétration intrasubéreuse (traversée du liège) le thalle se trouve désormais séparé en deux régions séparées par une digue réduisant beaucoup les communications osmotiques. La portion extérieure est destinée à mourir bientôt, en même temps que les cellules parenchymateuses qui lui fournissent l'aliment. Bien souvent cependant cette portion superficielle du thalle aura le temps de fructifier dans ses éléments superficiels qui auront auparavant rompu les tissus extérieurs. Cette rupture sera d'ailleurs facilitée par la poussée des éléments hypertrophiés inférieurs au liège.

Cette première tentative de défense qui correspond à la formation du liège périphérique normal peut échouer, avons-nous vu plus haut, par suite de la trop grande activité du mycélium ou de la trop lente réaction de la part de l'hôte. Il en résultera encore la formation dans les couches superficielles d'une épaisse lame de stroma qui disloquera et laminera, au fur et à mesure de son développement, les éléments de l'hôte. Sous son action irritante, le parenchyme cortical s'hypertrophiera de façon à constituer l'un de ces monticules visibles à l'œil nu dont nous avons déjà parlé. A un moment donné, les couches extérieures à ce pseudoparenchyme se rompent de façon à permettre l'évolution des conidiophores. Le sommet du monticule s'ouvrira (*fig. 27, I*) de façon à permettre de reconnaître le stroma mycélien *my*, même à l'œil nu, ne serait-ce que grâce la teinte brune donnée par l'accumulation des spores.

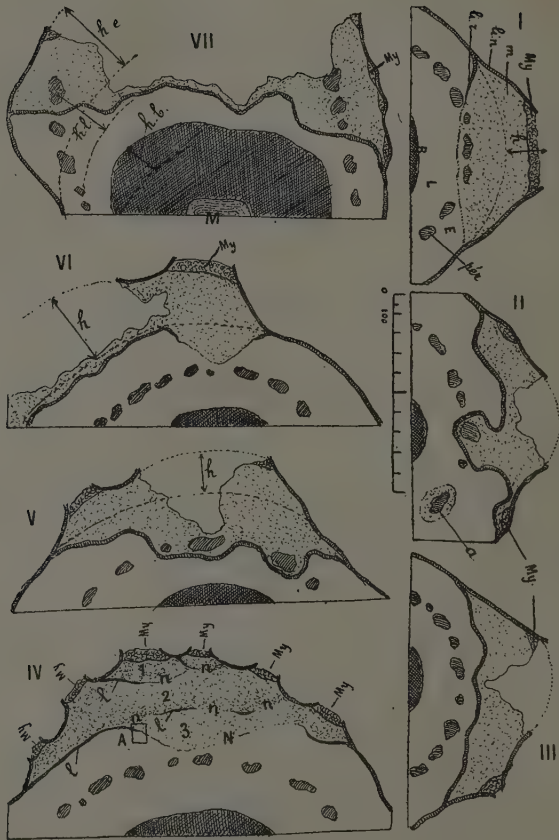


FIG. 27. — Coupes transversales faiblement grossies de rameaux de pommier tavelés.

My., mycélium ; *m.*, région morte ; *li. n.*, liège normal ; *li. r.*, liège de réaction ; *pér.*, péricycle ; *E.*, écorce.

L., liber ; *B.*, bois ; *M.*, M. moëlle.

h., étendue de l'hypertrophie ; *h. e.*, hypertrophie de l'écorce ; *h. l.*, hypertrophie du liber ; *h. b.*, hypertrophie du bois.

Sur fig. II. — *a.*, îlot péricyclique à pourtour mort.

— IV. — 1, 2, 3, zones successives de désorganisation ; *l.*, arc liégeux, *n. N.*, régions d'interruption des arcs défensifs.

A., portion représentée grossie par la fig. 28.

Jusqu'à ce moment, il peut se faire que toute la réaction ait consisté dans une hypertrophie et une multiplication des éléments corticaux. Mais la large rupture qui vient de se produire exige une réaction plus complète, de façon à éviter la dessiccation des parenchymes sous l'effet de l'exagération du phénomène transpiratoire. Si elle n'a pas déjà commencé, une lame de liège *li. r* va se différencier dans les tissus profonds, après quoi les parenchymes extérieurs vont mourir, se dessécher et tendre à se détacher. Les *fig. I à VII* (27), montrent précisément cette différenciation complète (*fig. II, III, V, VII*) ou incomplète (*fig. I, IV, VI*).

On est tout de suite frappé à l'examen comparatif de ces figures avec les n° *I, II, III* (*fig. 19*) qui s'appliquent au Poirier, par la plus grande hypertrophie des tissus et surtout par la bien plus grande profondeur du liège qui peut intéresser jusqu'au liber (*fig. I, II, V, VII*). La *figure VII* est particulièrement intéressante. Dans toutes les autres coupes, on voit que l'hypertrophie a porté uniquement sur le parenchyme cortical ; ici au contraire, le liber a beaucoup augmenté de volume. Le cercle péricyclique (interrompu sur la figure qui représente la coupe d'un rameau à la fin de la saison, après la chute de la majeure partie des tissus morts) s'est considérablement élargi. Le bois lui-même a subi l'influence excitante du parasite cependant localisé dans les couches superficielles. Tout en augmentant de volume dans la région correspondant au stroma parasite, le bois a développé ses fibres restées d'ailleurs plus courtes qu'à l'ordinaire, tout en réduisant le nombre des vaisseaux. La conduction des liquides est nécessairement modifiée par ce fait ; elle est modifiée aussi par ce fait que la majeure partie de la région libérienne hypertrophiée se montre dépourvue de tubes criblés à la place desquels se sont développées de grosses cellules parenchymateuses disposées en séries radiales.

Autre fait à noter en passant. Il arrive assez souvent que le liège, alors entièrement cortical, se différencie au contact immédiat du péricycle. Plus souvent encore peut être, ce liège encore accolé au péricycle, mais du côté interne cette fois, se différencie aux dépens du liber qui redevient actif, générateur sur une épaisseur parfois très grande. D'après le simple examen de la *fig. V* et mieux encore de la *fig. II*, il semble donc que les îlots péricycliques tendent à rendre plus profonde la différenciation de la digue subéreusc. Il arrive même que certains îlots de fibres (*a, fig. II*) se montrent entourés de liège sans relation aucune avec le liège général. Dans les cas de traumatisme, cette particularité s'expliquerait peut être assez bien, mais dans le cas présent, le phénomène paraît au moins singulier. L'excitant phellagogue nous paraît être indiscutablement la dessiccation

progressive des tissus sous l'effet de la rupture de la cuirasse protectrice générale. Mais les choses se passent comme si le péri-cycle exerçait une attraction vis à vis du liège ; c'est donc que l'excitation a été plus grande à la périphérie des fibres. Nous nous déclarons impuissant à expliquer la raison d'être du phé-

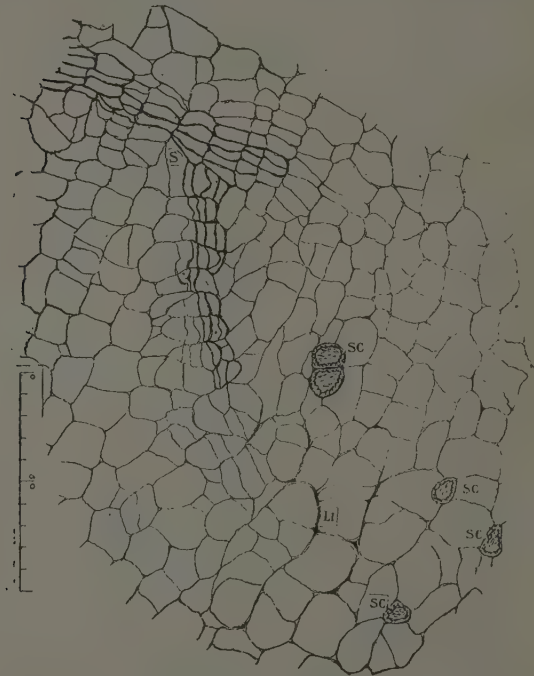


FIG. 28.— Portion de rameau de pommier tavelé dans la région de réaction (A. fig. 27-IV).

S. Liège de défense correspondant à l.

SC. Cellules scléreuses de réaction.

LI. Cellules parenchymateuses à lignification angulaire et moyenne de la région n.

nomène. Comment surtout dans la *fig. II* l'excitant qui agit d'une façon si énergique dans la portion corticale et libérienne entourant les fibres péri-cycliques a-t-il pu traverser les cellules corticales sans y produire la moindre réaction visible. Le fait est assez intéressant pour mériter de nouvelles recherches.

Quoiqu'il en soit, on voit que dans les fig. citées (*II, III, V*.

VII) toute la région malade se trouve désormais endiguée par une lame de liège. Et cependant partout, sauf dans *fig. I*, on trouve plusieurs régions à stroma dont certaines ne sont plus représentées que par un large espace suivant lequel les tissus mortifiés se sont progressivement détachés. Chez le Poirier chacun des paquets de stroma aurait provoqué la formation de liège ; ici au contraire leur action semble s'exercer en commun.

Cependant, dans la *fig. IV*, nous revenons en quelque sorte au cas du Poirier, puisqu'à presque tous les amas de pseudoparenchyme correspondent au moins des ébauches de liège *l*. Les teintes graduées indiquent la division des parenchymes en trois zones, 1, 2, 3, séparées par des portions de liège *l* qui laissent entre elles des espaces libres *n*. N. Plus que partout ailleurs, on voit que dans la dernière couche, le liège n'est vraiment différencié qu'à la périphérie, au voisinage du liège normal. Cela n'a au fond rien d'extraordinaire, puisqu'à droite et à gauche de la coupe se trouvent deux amas de stroma devenus libres par rupture du liège de protection normale. L'excitation phellagogue a donc été maximum à la périphérie.

Entre les zones 2 et 3 au contraire on voit deux lames de liège isolées et centrales, disposition inverse de la précédente. On conçoit que, malgré l'imperfection de la digue, les tissus sous-jacents aient été moins excités ; cela pourrait expliquer le défaut de différenciation au dessous de la zone 3, indépendamment de l'action des stromas latéraux.

Mais au dessous de la première zone 1, le liège est encore incomplet ; il ne s'est différencié que d'un côté de la coupe ; cette différenciation paraît se poursuivre unilatéralement, à partir du liège normal. C'est bien d'ailleurs ce que l'on voit dans la *fig. I* et même dans la *fig. VI*.

Examinons maintenant à un fort grossissement (*fig. 28*), la portion A *fig. IV* du dernier liège *l*. Nous voyons que dans la région *s* le liège se bifurque. On a une portion horizontale qui se dirige vers les lames subéreuses incomplètes placées à la limite des deux régions 2 et 3 (*fig. 27, IV*). L'autre portion au contraire s'enfonce dans les tissus pour s'arrêter bientôt dans sa différenciation. Mais les parenchymes se sont activement cloisonnés dans toute la région corticale limitée par le pointillé inférieur à 3 (*fig. IV*). La *fig. 28* montre que dans la région parenchymateuse qui fait suite au liège profond, les cellules primitives d'où sont issus les nouveaux éléments par cloisonnement oblique tendent à s'incruster de lignine dans leur lamelle moyenne (*li*), en même temps que se différencient çà et là des cellules scléreuses (*sc*) qui n'existent pas normalement dans l'écorce du Pommier (1). Il y

1. De pareils sclérites que nous pouvons qualifier d'adventifs peuvent aussi se différencier dans le fruit.

a donc là continuation de la réaction défensive, mais sous une autre forme. L'excitant a dû être trop fort pour que le liège apparaisse et ce liège n'apparaissant pas, il traverse une épaisseur de plus en plus grande de tissu, de façon que la région de réaction devient de plus en plus profonde dans la partie centrale.

Il s'ensuit que la zone de réaction se montre désormais comprendre deux parties (3 sur les coupes), une région périphérique fixe, et une région centrale qui se déplace peu à peu vers le cylindre central, en raison de son imperfection.

C'est là un indice de la tendance de localisation que présente le mycélium du parasite. Chez le Poirier, son extension se poursuit dans les parties tout à fait superficielles, de façon à tendre à à faire le tour de la tige en provoquant à mesure la formation d'arcs liégeux chevauchant les uns sur les autres. Cela d'autant mieux que la rupture du liège normal se produit de bonne heure sous l'influence de la poussée fructifère du pseudoparenchyme

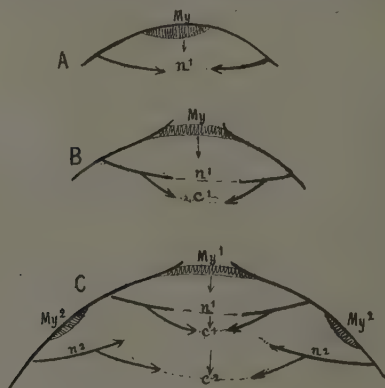


FIG. 29. — Marche de la réaction défensive dans le pommier.

En B., l'ouverture de la pustule a provoqué la formation d'une zone de défense complémentaire c. 1.

En C., les pustules My. 2, ont provoqué la constitution des arcs n. 2. L'excitation venant de My. 1, a en outre provoqué la formation de la zone complémentaire C. 2.

sous-jacent, ce qui réduit d'autant l'intensité de l'hypertrophie. Ici au contraire, le mycélium se localise davantage, et l'évolution des conidiophores est plus lente ; conséquemment la rupture de la cuirasse protectrice est plus tardive. Il en résulte que, ne serait-ce que pour cette raison, l'excitation déterminante de l'hypertrophie parenchymateuse peut être plus grande parce que plus prolongée si, par contre, elle est plus localisée. Quant au liège de défense, en raison de cette tendance de localisation toujours, il peut débiter à la périphérie, limitant ainsi la réac-

tion de la part des éléments sous-jacents. Mais à un moment donné, le liège normal se rompt de façon à permettre l'évolution des conidiophores. L'excitation reprend de plus belle alors puisque sous l'influence de cette rupture la déperdition de l'eau est facilitée. Il ne s'agit plus d'hypertrophie cette fois ; la réaction sera entièrement ou presque d'ordre phellagogue, c'est à dire que le liège tendra à se prolonger vers le centre tout en se formant plus bas que précédemment. Mais la déperdition de l'eau va être si grande et si brusque que le liège n'aura que la faculté de s'ébaucher par places. Il sera plutôt remplacé par une imprégnation de lignine. Si cette modification chimique est suffisante, un véritable liège pourra se différencier plus bas encore, grâce à l'abri qui vient de se constituer (voir schéma *fig. 29*), sinon la dessiccation tendra à gagner encore les éléments sous-jacents. C'est plutôt ce qui arrive à se produire à mesure que l'année s'avance ; la faculté de cloisonnement diminue peu à peu à mesure que le rameau avance en âge et bien souvent le repos hivernal est arrivé avant que la lame de liège ne se soit constituée. Mais, pendant ce temps, les tissus morifiés ont eu le temps de se détacher, de se crevasser tout au moins, phénomène plus dangereux encore pour l'avenir du rameau. Les eaux pluviales et des microorganismes variés (1) pourront s'implanter dans ces tissus mortifiés pour aggraver le mal en provoquant la nécrose des tissus vivants qui n'ont pu s'isoler des précédents par une digue continue.

On conçoit donc que la Tavelure des rameaux du Pommier puisse être plus grave, au moins dans ses conséquences, que la Tavelure du Poirier. Elle est cependant, c'est heureux pour le Pommier, beaucoup plus rare.

§ 6. — FRUCTIFICATIONS.

A. — *FUSICLADIUM DENDRITICUM* (pl. XXXI)

Les conidiophores sont habituellement courts et simples, rarement cylindriques, typiquement coniques ou tronconiques, à membrane plus épaisse vers la base d'où elle va s'amincissant graduellement jusqu'à l'extrémité où se formera la spore (*fig. 1*). Cet amincissement est corrélatif d'une atténuation dans la couleur qui, franchement brune à la base, n'est plus que fauve clair au sommet.

Là où ces conidiophores sont peu abondants, dans les feuilles surtout, il sont des tendances à se dresser normalement à l'organe et à prendre une forme régulière. Là, au contraire, où la richesse du tissu parasité en principes nutritifs favorise une

(1) Le *Nectria dilissima*, producteur de chancres, parasite habituel de blessure, peut s'introduire par cette voie.

abondante fructification, leur forme s'irrégularise, ne serait-ce que par suite de l'inégalité de développement. De droits qu'ils devraient être, beaucoup deviennent flexueux en s'allongeant outre mesure, de façon à pouvoir se dégager plus facilement de leurs voisins moins vigoureux.

Il arrive dans ce cas qu'ils se cloisonnent (2,5) ; ils peuvent même se ramifier (3), cette ramification ou plutôt cette bifurcation ne devant pas être confondue avec la ramification de l'élément basal.

Avec cette association en gros paquets que l'on constate surtout sur le fruit et la tige, mais aussi sur les nervures des feuilles, la poussée basitaire est parfois tellement forte, l'allongement si brusque et la pression des conidiophores voisins si grande, que le conidiophore cloisonné redevient végétatif (9, 10). Ailleurs, c'est la ramification du conidiophore qui est stérile et s'allonge en un tube plus ou moins développé et cloisonné (fig. 11 et 12.)

Ces conidiophores du *Fusicladium dendriticum* sont considérés par tous les auteurs comme donnant simplement naissance à une spore terminale. On voit dans la figure 6, les stades successifs (a, b, c, d, e, f, g h,) de la formation des spores : par bourgeonnement terminal, spores qui à maturité seront habituellement pourvues d'une cloison transversale et médiane. Cela n'est cependant pas forcé ; à côté de spores bicellulaires ou monoseptées on en trouve beaucoup de monocellulaires ou aseptées tout aussi germinables. D'ailleurs, dans beaucoup de cas, la cloison n'apparaît que postérieurement à la chute ou tout au moins elle n'est constituée que par une simple lame albuminoïde au moment où la spore se détache de son support. Il y a donc une évolution qui s'accomplit en dehors de la plante, évolution qui intéresse également la membrane générale d'enveloppe dont l'épaisseur et la couleur augmentent graduellement. En même temps, la spore devient résistante à l'imprégnation par le bleu coton, même après l'action de la potasse ou de l'acide azotique.

En rendant la région sporifère du conidiophore, c'est-à-dire sa partie terminale, transparente par l'acide lactique, on voit, même avant la constitution du renflement destiné à se diffuser en spore, au moins une grosse goutte d'huile qui fait défaut dans les sommets encore végétatifs. Plus tard, à mesure que le renflement s'arrondit pour devenir peu à peu pyriforme, les gouttes d'huile se montrent à peu près constamment au nombre de deux superposées, chacune d'elles occupant le centre d'une des moitiés de la future spore. Ces gouttes disparaissent à maturité et lorsque la spore a pris la forme générale ovoïde qui la caractérise, la réserve grasse paraît complètement résorbée. Le contenu général qui était hyalin dans la région médiane et très faiblement granuleux sur le pourtour et aux extrémités est à ce moment devenu uniformément granuleux, plus épais cepen-

dant dans la région médiane où se formera la cloison en même temps que la spore s'étranglera dans la région correspondante.

D'une façon très générale, la membrane des conidiophores est lisse et elle se montre d'une épaisseur très régulière, — ou plutôt régulièrement décroissante — en coupe optique (1, 2, 4, 5, 9, 10, 11, 12). Elle va, comme nous l'avons vu plus haut, en s'aminçissant graduellement jusqu'à la spore dont la membrane propre en est la continuation directe (6, *d*, *e*, *f*). De temps à autre cependant on voit (4 et 6*j*) un changement brusque dans l'épaisseur de cette membrane au voisinage de la spore. La spore paraît simplement en relation avec la partie interne de la membrane du conidiophore (6, *j* et *k*). Cela paraît coïncider avec un arrêt dans l'évolution du conidiophore sans sporulation. La membrane du conidiophore étant cutinisée dans sa portion externe, cutinisation qui lui donne d'ailleurs sa couleur brune, la spore ne pourra se former que par allongement de la portion interne de cette même membrane. Cet allongement pourra être consacré simplement à la formation de la spore ou au contraire à l'allongement préalable ou simultané du conidiophore. Une cloison se verra alors à un moment donné à une certaine distance du sommet du conidiophore primitif (*k*).

Cet allongement pourra être tel que la spore soit incapable de se former ; le conidiophore fera alors retour à l'état végétatif comme nous l'avons vu lors de l'allongement progressif.

De même que le conidiophore à évolution progressive peut, comme nous l'avons vu plus haut, se ramifier végétativement à une distance plus ou moins grande de la base (12), de même le boyau issu d'une deuxième poussée du conidiophore peut se ramifier végétativement (13*a*) ce qui ne l'empêche pas de former une spore au sommet. Bien plus, il peut se dégager deux ramifications de cette sorte de gaine formée par la membrane du conidiophore ; on voit en 13 *b* une ramification que nous considérons comme une spore et un filament végétatif ; en 13*c*, les deux sont arrondies ; il est probable qu'il y a là un essai de formation de deux spores dont l'une par son développement rapide a des chances d'amener l'avortement de l'autre. Ce phénomène trouve sans doute son explication dans ce fait que l'évolution du conidiophore ayant été suspendue pendant un temps assez long, la dislocation de la portion cutinisée a été trop difficile. Il est tout naturel que la portion élastique interne s'évagine par les points de plus faible résistance ; cette sortie en deux points serait due dès lors à l'irrégularité de la membrane.

Il y aurait dans ce cas bifurcation du conidiophore primitif. Mais l'examen des figures 11, 12, 13 *a* nous porterait plutôt à croire en une ramification vraie. En raison toujours de la difficulté de dislocation de la portion externe de la membrane générale du conidiophore, le sommet ne se dégage pas assez rapide-

ment, eu égard à la poussée basifuge qui la détermine. On conçoit qu'alors cette poussée puisse être déviée dans sa direction, qu'elle s'exerce latéralement de façon à provoquer la formation d'un bourgeon. On conçoit que ce phénomène puisse s'accomplir de très bonne heure, alors que le produit de la deuxième poussée est encore foriement engagé dans la membrane opaque du conidiophore primitif, ou plus tard, après que le dégagement s'est effectué sur une assez grande longueur. Il y aura apparence de bifurcation dans le deuxième, bien que le développement soit le même dans les deux. D'ailleurs, même dans le cas de ramification incluse à apparence extérieure de bifurcation, la poussée continuant à s'exercer, l'ensemble s'allongera ; mais alors le manque de parallélisme qui s'observa fatalement dans l'évolution de deux branches aura tôt fait de ramener ce premier cas au deuxième. Il est vrai que même en admettant la réalité de la bifurcation terminale, ce même défaut de parallélisme aurait bientôt pour conséquence de donner l'apparence d'une bifurcation latérale, la portion la plus vigoureuse rejetant la plus faible sur le côté.

Si la membrane du conidiophore est habituellement lisse, dans bien des cas elle se trouve présenter des sillons qui tendent à s'organiser en hélice ((7). La sporulation se fait de la même façon que précédemment. L'évolution peut être continue ; le développement de la spore peut suivre sans interruption le développement du conidiophore. Mais un temps d'arrêt peut s'observer aussi, les deux figures *c* (7) le montrent nettement par la présence d'une déchirure circulaire de la partie externe cutinisée de la membrane du conidiophore (1). Il en est de même en *a* et *a'* où la formation du bourgeon sporifère motive un allongement qui ne conduira que plus tard à la spore, si même il y arrive.

Il y a en somme dans ces divers cas un véritable enkystement du conidiophore, enkystement que l'on peut d'ailleurs provoquer par dessiccation de l'atmosphère entourant les organes (feuilles). L'évolution reprend quand on remet la feuille non détachée du rameau en milieu humide. C'est ce même milieu humide qui provoque l'allongement végétatif.

Un premier enkystement peut être suivi d'un deuxième, comme le montrent les figures 7 (*p*), 14 (*a. b*). Il peut même, accidentellement il est vrai, s'effectuer avant la différenciation complète de la spore et à un moment où cette spore est avancée en âge (fig. 14, *c, e*). Au moment où l'évolution reprend, le sommet de la spore peut s'évaginer comme nous avons vu le fait se produire lors de la reprise de végétation des sommets des conidiophores

(1) Ce phénomène doit être rapproché du processus de germination du *Cycoconium aleoginum*. L'allongement du conidiophore correspond au développement du tube germinatif.

(e) ; le renflement terminal qui devait normalement former une spore peut même évoluer végétativement (c).

L'enkystement peut être très prononcé, et avoir pour résultat, non seulement une plus parfaite occlusion du sommet du conidiophore, mais un très fort épaississement de la paroi générale. Il y a alors des chances pour qu'à la reprise de la végétation, le conidiophore primitivement enkysté ne puisse plus évoluer que végétativement (fig. 14, d, g, h).

Ces observations montrent donc que le conidiophore et la spore elle-même ne sont pas en réalité des appareils nouveaux, mais plus simplement le résultat d'une simple différenciation de l'appareil végétatif.

B. — *FUSICLADIUM PYRINUM* (pl. XXXII et XXXIII et fig. 30)

Comme chez le *Fusicladium dendriticum* et d'une façon encore plus générale, sinon presque exclusive, les conidiophores du *Fusicladium pyrinum* sont simples, non cloisonnés. Comme chez son congénère, la spore se forme à l'extrémité du conidiophore, plus élancé, moins trapu, notablement plus long, par rapport surtout au diamètre.

Le sommet du conidiophore présente habituellement une grosse goutte d'huile au moment où la sporulation se prépare ; ce sommet se renfle en boule, puis l'allongement qui jusqu'ici, était terminal, devient brusquement intercalaire pour refouler le renflement primitif dans lequel la goutte d'huile s'est engagée, ce pendant qu'une ou deux nouvelles gouttelettes apparaissent de nouveau au sommet du conidiophore (pl. XXXII C). Ce rapide accroissement intercalaire a pour résultat d'amener un très grand étirement de la région inférieure au renflement destiné à devenir une spore. De telle façon que la spore ne se trouve bientôt réunie au conidiophore que par un fin pédicule (fig. a, b, c, A, B, C, D) d'où tout le protoplasme disparaîtra peu à peu, toute son épaisseur étant constituée par la membrane. Bien qu'il n'y ait pas en réalité formation d'une cloison transverse, il n'y en a pas moins, à partir de ce moment, rupture de communication entre la spore et son support (1). Le pédicule sera à son tour facilement rompu en raison même de son étroitesse et la spore se détachera.

La différenciation de la spore ne limite pas l'évolution du conidiophore d'où elle est issue par bourgeonnement terminal. Bien avant même que la spore ne se détache, on peut apercevoir un petit renflement latéral (r, fig. A et b, qui doit être

(1) L'observation directe ne nous a pas permis de voir s'il y avait formation d'une cloison transverse comme dans le *Fusicladium dendriticum* ou oblitération par le fait de l'étirement de la membrane primitive, mais la longueur relativement grande de la portion obturante (B) nous porte plutôt à admettre cette deuxième hypothèse.

considéré comme le point de départ d'une deuxième spore dont la différenciation s'effectuera comme précédemment. Nous avons parlé plus haut de gouttes d'huile apparaissant vers le sommet du conidiophore après que des réserves de même nature ont passé dans le renflement sporifère (B. C.) Elles précèdent souvent la différenciation du renflement latéral τ et c'est de leur accumulation que dépendra la plus ou la moins grande rapidité d'évolution de la deuxième spore. L'oblitération progressive du pédicule a pour résultat de modifier le sens de la poussée protoplasmique. Il est tout naturel que sa direction première soit déviée, lorsque surtout la spore est tombée. C'est qu'en effet la rupture du pédicule support est bientôt suivie de la cutinisation superficielle de la portion mise à nu. L'emplacement de la spore reste toujours visible ; il se présente avec l'aspect d'un petit bouton arrondi recouvert d'une calotte brune (pl. XXXIII) et les coupes optiques montrent que l'ensemble en est constitué par la membrane (fig. 1 et 2). Quelque tendance qu'ait la poussée protoplasmique à s'exercer verticalement, de bas en haut, le bourgeonnement doit donc être latéral, la membrane étant évidemment refoulée dans les régions de plus faible résistance. Mais on conçoit qu'un redressement ne tarde pas à se produire, de façon à ramener le nouveau bourgeon sporifère dans une situation terminale, pendant que le bouton d'insertion de la première spore se trouve rejeté sur le côté.

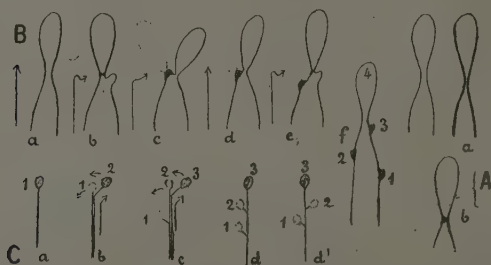


FIG. 30. — Schéma de la sporulation chez le *Fusicladium pyrinum*.

- A. Isolement de la spore par étirement *a*, ou cloisonnement *b*.
 B. Développement de deux spores successives (les flèches indiquent le sens de la poussée protoplasmique. en *f*, un conidiophore adulte schématisé (il a donné 4 spores).
 C. Schémas montrant que le conidiophore est une cyme unilatérale *d* ou bilatérale *d'*. Il n'y a en réalité aucune régularité dans le bourgeonnement sporifère).

Il peut se former ainsi un nombre assez considérable de spores différenciées successivement, chacune d'elles laissant en place un bouton cutinisé (pl. XXXIII).

La première spore formée est toujours terminale ; le début de toutes les autres s'effectue latéralement, mais il y a une tendance constante au redressement, de telle façon que l'évolution de chacune d'elles tend à se terminer à l'extrémité libre du conidiophore (voir notamment la fig. 3). A voir des conidiophores âgés (fig. XXXIII) sans en avoir suivi le développement progressif, on pourrait conclure, de la présence des boutons dont la périphérie se trouve tapissée, à une ramification latérale, l'ensemble constituant une grappe ou un épi ; l'observation attentive montre au contraire qu'il s'agit d'une véritable cyme unilatérale à redressement progressif, mais cyme irrégulière quant à la direction du développement. (fig. 30).

Il arrive bien souvent, malgré cela, que la nouvelle spore ne puisse pas arriver à se placer exactement au sommet du conidiophore (fig. 4). Son évolution peut tout entière s'effectuer dans une situation latérale et cela pour deux raisons opposées, par manque ou par excès de vigueur du conidiophore.

Que la poussée protoplasmique soit trop faible, le redressement du conidiophore ne pourra pas se faire, la nouvelle spore restera latérale (fig. 4, à droite). Que la poussée soit au contraire très forte et l'allongement du conidiophore pourra se poursuivre sans interruption, se continuer pendant que la nouvelle spore est en pleine évolution (fig. 4, à gauche). C'est ce que l'on constate notamment au centre de taches déjà anciennes sur des feuilles mises sous cloche, lorsque par conséquent, dans une atmosphère humide favorable à la sporulation, l'extension du mycélium se trouve arrêtée.

La poussée peut être tellement active qu'au lieu de former une simple spore sessile, le conidiophore s'allonge beaucoup auparavant, comme on le voit nettement en *c d* par exemple. Assez souvent d'ailleurs, comme en *i*, la distribution des boutons se fait par étages, ce qui témoigne de poussées générales intermittentes.

La vigueur peut même être si forte à un moment donné que le sommet d'un conidiophore ayant formé un nombre de spores plus ou moins considérable redevienne végétatif (*e*). D'ailleurs, dès le début du développement, le conidiophore peut tout entier évoluer végétativement. Il se présente alors sous la forme de tubes cloisonnés dressés plus ou moins normalement par rapport au substratum (*v*, *v'* pl. XXXIII) quelquefois même étalés à sa surface (*R*) (1).

Les conidiophores vrais peuvent d'ailleurs eux aussi présen-

(1) Ce phénomène peut être rapproché de celui qui a été signalé par Mangin chez le phytophthora infestans dans la feuille de pomme de terre : « Des filaments peuvent sortir par l'ostiole des stomates et ramper à la surface de l'épiderme (op. cit. p. 16). Il est vrai que l'auteur ne regarde pas ces filaments comme un produit de régression des conidiophores.

ter une ou plusieurs cloisons (c, d, e, pl. XXXII ; voir aussi pl. XXXIII). Mais habituellement quand ces cloisons existent, c'est que, comme en f, g, a, c, (pl. XXXIII) l'évolution du conidiophore a bientôt été régressive pour redevenir normale plus tard. Dans ce cas, les spores que l'on observe (c, d, g, h) diffèrent souvent des spores ordinaires ; ce sont plutôt des kystes que des spores et il est nécessaire de s'assurer de la continuité de ces conidiophores anormaux (notamment g et h) avec le mycélium du *Fusicladium pyrinum* pour dissiper toute espèce de doute.

Il existe un autre genre d'intermédiaire entre conidiophores vrais et conidiophores régressifs. Nous voulons parler de ramifications végétatives basilaires (pl. XXXIII m, n) que l'on peut voir parfois ramper à la surface de l'organe parasité. Les conidiophores sont alors renflés dans leur partie émergée, étranglés à leur base ; la ramification végétative nous paraît être le simple résultat de leur difficulté d'allongement.

Nous avons dit que les conidiophores vrais étaient simples ; ils peuvent cependant se ramifier sans que leurs ramifications redeviennent végétatives. Cette ramification, dans ce cas, se fait habituellement de très bonne heure, avant même la première sporulation (i, g, h, pl. XXXII) mais elle peut aussi se faire assez tard, après différenciation d'une quantité de spores (o, pl. XXXIII) et se présenter dans les deux cas avec une apparence de dichotomie. Il ne faut voir là qu'un arrêt momentané dans l'allongement du conidiophore motivé par l'inégale résistance de la membrane d'enveloppe. La poussée protoplasmique interne provoque des hernies là où la résistance est la plus faible (1).

(1) Qu'il s'agisse du *F. pyrinum* ou du *F. dendriticum* on peut suivre directement, sans réactifs, l'évolution des conidiophores, mais on se rendra mieux compte des particularités décrites par l'emploi du Rouge de Ruthénium, du soudan et du Bleu coton.

Avec la double coloration par le soudan et le Bleu coton lactique, ce dernier réactif agissant de préférence en premier lieu, il est aisé de se rendre compte que dans les deux les nouvelles poussées s'effectuent par allongement du conidiophore aux dépens de la portion interne de sa membrane (voir pl. XXXI). La fixation du soudan montre que l'épaisse membrane du conidiophore est en majeure partie cutinisée, mais bien plus dans la pellicule périphérique qu'au dessous. Cette différenciation est comparable à cuticule et couche cuticulaire de l'épiderme. Les boutons qui occupent l'emplacement des spores tombées chez le *Fusicladium pyrinum* sont tout particulièrement cutinisées, ce qui correspond à une cicatrisation de plaies.

Quant à la jeune spore, elle commence de très bonne heure à se cutiniser (bien avant d'avoir acquis ses dimensions définitives).

Ajoutons que les composés pectiques abondent dans la membrane du conidiophore (et aussi de la spore). Le Rouge de Ruthénium les teint énergiquement, au moins après action de la potasse alcoolique.

§ 7. — RÉSUMÉ

Les deux espèces : *Fusicladium pyrinum* et *Fusicladium dendriticum* présentent cette particularité d'avoir un thalle entièrement sous cuticulaire dans la feuille et partie intratissulaire dans la tige et le fruit.

Cette particularité nous paraît autant dépendre de la plus facile déperdition de l'eau des tissus de la feuille que de leur teneur en principes nutritifs.

Dans les deux espèces le thalle est colorable par la Benzoazurine et le Bleu coton, au moins au début de son développement. Il est alors incolore.

Plus tard, au moins sur le fruit et la tige, les filaments périphériques brunissent et ne réagissent plus vis à vis des colorants.

Sur le fruit et la tige, ce thalle devient nettement pseudoparenchymateux, au moins dans les couches superficielles, alors qu'il reste lamellaire et filamenteux sur la feuille. Cependant sur les nervures et les pétioles qui, de par leur structure, se rapprochent de la tige, il se manifeste la même tendance à la stromatisation.

Les taches de Tavelure quoique bien voisines quant à leur aspect dans les deux cas se distinguent cependant facilement même à l'œil nu.

Les taches causées par le *Fusicladium dendriticum* sont fibrillaires à la périphérie ; celles causées par le *Fusicladium pyrinum* sont simplement granuliformes, poussiéreuses.

La feuille du Pommier est attaquée de préférence sur la face supérieure. C'est l'inverse chez le Poirier. Mais ce n'est là qu'une question de prédominance.

La Tavelure du fruit du Pommier est caractérisée par des taches arrondies, à contours réguliers ; sur les Poires, ces taches sont très irrégulières, rameuses, plus petites, mais aussi plus nombreuses.

Sur les rameaux de Poirier, le mal se reconnaît aux taches brunes, affaissées, anguleuses, à contours nets, qui se soulèveront en écailles à un moment donné.

Chez le Pommier ces taches, plus nombreuses, sont punctiformes, mais nettement surélevées.

Sur les rameaux, donc, les caractères différentiels sont renversés.

Le mycélium du *Fusicladium pyrinum* est chez la feuille constitué tout d'abord par des filaments isolés qui se ramifient bientôt et ne tardent pas à donner naissance à des arbuscules fructifères.

Ces arbuscules sont plus compacts sur la face inférieure que sur la supérieure.

C'est de leur présence que dépend l'aspect granuleux des taches malades.

Les filaments mycéliens manifestent toujours une grande tendance à cheminer dans les dépressions correspondant aux cloisons épidermiques verticales, ce qui donne à l'ensemble du thalle une allure réticulée.

Le développement du thalle comprend une première *phase de prise de possession* à laquelle fait progressivement suite une deuxième *phase de remplissage ou de recouvrement*.

Durant cette deuxième phase le thalle s'irrégularise. Des digitations, palmettes, ensembles coralloïdes se développent, conséquence d'une difficulté de progression.

Cette même difficulté de progression motive ou tout au moins favorise la différenciation de l'appareil fructifère.

Les stomates de la face inférieure des feuilles sont une cause importante d'irrégularisation du thalle.

Le mycélium se développe exactement sous la cuticule dont il provoque fréquemment le décollement.

C'est par éclatement de la cuticule jusque là intacte que les fructifications se font jour.

Le thalle manifeste toujours une certaine tendance à la pénétration verticale, phénomène d'ailleurs en partie motivé par la pression exercée sur lui par l'obstacle cuticulaire. Des filaments s'engagent fréquemment au sein des cloisons épidermiques verticales qu'ils peuvent intéresser sur une longueur parfois très notable. Cette pénétration s'accomplit presque exclusivement aux angles.

Chez le *Fusicladium dendriticum* l'influence des dépressions épidermiques moins accusées apparaît moins nette.

Si ces dépressions n'interviennent pas autant dans la constitution générale du thalle, elles n'agissent pas moins pour modifier la forme des filaments mycéliens considérés individuellement.

La tendance à la pénétration verticale est indiquée non seulement par un commencement de digestion des cloisons verticales, mais par le développement à la face inférieure des filaments premiers de mamelons irréguliers qui peuvent finir par se développer en véritables rameaux après avoir joué le rôle d'un appareil d'absorption et de fixation.

Sur la face inférieure des feuilles, les filaments mycéliens tendent à cheminer isolément, les stomates venant encore irrégulariser l'ensemble du thalle.

Sur la face supérieure ils tendent à se grouper en faisceaux, ce qui donne aux taches leur aspect dendritique.

Comme chez le *Fusicladium pyrinum*, il y a fréquemment palmellisation ou corallisation des filaments mycéliens.

Ces phénomènes correspondent à des arrêts de développement ou tout au moins à une entrave apportée dans la progression du thalle.

C'est sur la production de ces facies morphologiques que l'influence architecturale du substratum se fait nettement sentir. Les palmettes se développent de bonne heure au-dessus des cellules épidermiques, limitées par leurs contours. Cela résulte d'une inégalité dans la facilité du clivage cuticulaire entre et sur les cellules.

La Tavelure des feuilles du Pommier se présente sous plusieurs facies :

- a) Facies chlorotique ;
- b) Facies anthocyannique ;
- c) Facies hyperchlorophylliens ;
- d) Facies de dessiccation ou maculiforme.

L'action excitante du parasite se traduit toujours par une hypertrophie des éléments sous-jacents.

Cette hypertrophie n'est visible qu'avec des attaques de la page supérieure. Elle n'est pas accompagnée d'hyperplasie. Elle est d'autant plus nette que les feuilles sont plus charnuës. Elle aboutit souvent alors à la production de cloques et même de gaufrures.

Il y a fréquemment production d'un liège de défense.

On n'observe pas chez le Poirier une pareille multiplicité de facies.

L'hypertrophie paraît extérieurement à peu près nulle. Elle se produit intérieurement avec des attaques de la face inférieure, les plus fréquentes d'ailleurs. Elle aboutit à une augmentation de la carnosité des feuilles, à la diminution des lacunes.

Les cloques, si cloques il y a, se montrent du côté opposé, du côté supérieur. Elles sont la conséquence d'un arrêt de développement de la région inférieure correspondante.

Ces cloques n'ont donc nullement la même valeur que chez le Pommier.

La différenciation de liège chez le Poirier est relativement rare.

L'épiderme de la Pomme est protégé par une cuticule épaisse et une couche cuticulaire également cutinisée, dont l'importance et la disposition même varient avec les variétés.

Le mycélium se développe de préférence aux dépens de cette deuxième couche. La progression se fait donc par voie chimique.

La digestion peut être périphérique ; mais les débuts du thalle s'accomplissent le plus habituellement entre couche cuticulaire et membrane cellulosique sous-jacente ; la digestion est dans ce dernier cas plutôt externe qu'interne.

La sortie des conidiophores qui se faisait dans la feuille à cuticule mince par rupture de cette membrane se fait ici par corrosion locale, en même temps que par éclatement.

L'épaisseur de la cuticule, son peu d'élasticité et conséquemment la pression exercée par elle sur le thalle est au moins partiellement la cause de la pénétration de ce thalle et de la formation d'amas stromatiques.

La pénétration est limitée par une différenciation de liège et par la lignification préalable des membranes dans leur lamelle moyenne, lignification fréquemment accompagnée de subérisation interne. La lignification peut gagner jusqu'à la membrane épidermique libre.

La formation du liège est corrélative d'une production de phelloderme qui reste longtemps chlorophyllien et conserve son amidon après la maturation générale du fruit.

A l'inverse de la Pomme, la Poire se protège de bonne heure par une couche de liège superficiel continue ou réticulée.

Le thalle du *Fusicladium pyrinum* qui se développe tout d'abord au-dessous de la couche cuticulaire peut retarder la différenciation de ce liège s'il n'empêche pas sa formation.

La production normale de ce liège paraît être la cause déterminante de la tendance que présente le thalle à constituer des amas ou plaques de pseudoparenchyme, tendance plus prononcée que chez le *Fusicladium dendriticum*.

Ce thalle manifeste une plus grande tendance à constituer des strates pseudoparenchymateuses.

Lorsqu'il y a pénétration, la présence d'amas de cellules scléreuses devient une cause d'irrégularité dans la constitution du pseudoparenchyme qui se groupe davantage en paquets. C'est là la cause principale de l'irrégularité des taches.

Les amas scléreux, cause d'hétérogénéité de la pulpe, sont en même temps et par cela même une cause d'irrégularisation de la barrière de protection.

De l'hétérogénéité du tissu et de l'irrégularité de réaction qui en est la conséquence dépendent les crevasses que présentent si souvent les fruits tavelés.

Ces crevasses ne sont cependant pas fondamentalement dépendantes de la Tavelure, provoquées qu'elles sont à la fois par des différences d'élasticité et de retrait de la part des éléments morts et par des différences dans l'accroissement des éléments méristématiques et des éléments plus anciens.

Dans la tige du Poirier, le thalle est encore en partie superficiel et en partie pénétrant.

La différenciation rapide du liège de protection normal aux dépens de l'épiderme peut empêcher la pénétration du mycélium ; mais chez beaucoup de variétés cette différenciation est trop tardive pour qu'il en soit ainsi.

Au lieu d'arrêter l'évolution du thalle, le cloisonnement épidermique conduisant à la production de liège peut au contraire favoriser sa pénétration.

La portion pénétrante du thalle tend constamment à se développer en strates ; la couche la plus développée est celle qui touche immédiatement le liège.

Le pseudoparenchyme infraliégeux tend à se développer en modules, ébauches sclérotiques.

La plante réagit en différenciant des arcs successifs de liège, à mesure que le thalle s'étend en surface.

On observe également une hypertrophie, il est vrai limitée, du parenchyme cortical.

Chez le Pommier l'action excitante exercée par le thalle sur les parenchymes de la tige est plus prononcée que chez le Poirier, mais cette action est plus limitée en surface.

On observe habituellement un plus grand retard dans la différenciation du liège normal.

Le liège de protection est notablement plus profond. Il peut intéresser jusqu'au liber inclus.

Chez le *Fusicladium pyrinum*, les conidiophores développés sur le thalle lamellaire subcuticulaire apparaissent à l'extrémité de rameaux dilatés et nés par dichotomisation irrégulière.

Sur les amas stromatiques qui sont la règle sur le fruit et la tige et aussi sur les nervures et les pétioles, aucune règle ne préside à la différenciation de ces conidiophores. Ils naissent par simple bourgeonnement des éléments superficiels après dislocation plus ou moins complète des tissus extérieurs au thalle.

L'évolution de ces conidiophores continue après la sporulation.

Chaque conidiophore forme finalement un sympode, la dernière spore formée étant terminale.

La première spore se différencie par bourgeonnement terminal, les suivantes par bourgeonnement latéral. Après la chute de la précédente, la nouvelle spore devient terminale en rejetant sur le côté le point d'intersection de la première.

L'allongement des conidiophores est continu ou discontinu. La discontinuité est la résultante d'une alternance de périodes sèches et humides.

En période humide, les conidiophores peuvent faire retour à l'état végétatif (1).

Contrairement à ceux du *Fusicladium pyrinum*, les conidiophores du *Fusicladium dendriticum* sont intercalaires. Ils n'apparaissent que sur le trajet des filaments végétatifs.

Décrits comme à évolution arrêtée par une première sporulation, ces conidiophores peuvent présenter une deuxième et même une troisième poussée.

L'évolution de ces conidiophores peut passer par des périodes d'enkystement ; la nouvelle poussée consistera alors en un allongement de la portion interne de la membrane.

L'enkystement est provoqué par la sécheresse du milieu.

Exceptionnellement, cet enkystement peut se produire durant la période d'évolution de la spore. La nouvelle poussée fera alors retourner le conidiophore à l'état végétatif.

Ce retour à l'état végétatif peut également se produire directement.

(1) Des observations analogues ont été faites chez beaucoup de champignons *saprophytes* (Klebs, Beauverie, Maheu, etc.).

Il s'agit d'ailleurs en l'espèce d'un ordre de faits très général ; on peut les observer même chez les *Phanérogames*. On sait que la vie en milieu humide est capable de faire retourner à l'état végétatif des portions florales déjà différenciées (voir notamment les expériences de Klebs).



CHAPITRE X

CUTICULARIA ILICIS nov. ? (PLANCHE XXXIV)

A. — INTRODUCTION.

Nous terminerons cette étude par un champignon parasite des feuilles de Houx étudié sur des échantillons récoltés en 1903 dans la forêt de Rennes et que nous n'avons pas eu l'occasion de rencontrer depuis.

Malgré l'abondance des feuilles examinées, nous n'avons jamais rencontré de fructifications même immatures, ce qui nous met dans l'impossibilité de le déterminer. Les particularités observées dans la morphologie du thalle sont telles néanmoins qu'il nous a paru intéressant de les signaler à la suite de l'examen comparatif des espèces qui font l'objet de ce mémoire, cela d'autant mieux que la localisation en est encore plus étroite que chez la plupart d'entre elles.

Le mycélium reste en effet toujours localisé dans l'épaisseur de la membrane externe des cellules épidermiques de la page supérieure des feuilles (1).

Sous son action, il se forme des taches arrondies, grises, d'un centimètre de diamètre et même davantage, distribuées sans ordre et en nombre plus ou moins grand à la surface des feuilles. Vu la dimension de ces taches et malgré leur coloration relativement faible, la maladie est facile à reconnaître à distance, les feuilles étant comme constellées d'ocelles, à la façon des feuilles d'olivier envahies par le *Cycloconium*.

(1. N'ayant pas rencontré la moindre trace de fructifications, nous en sommes réduit à classer provisoirement notre champignon dans la catégorie des « *Mycelia sterilia* » de Saccardo (Sylloge XIV, p. 1138). Il doit prendre place dans la section des *maculiformia*.

Cette catégorie ne comprend cependant que le genre *Ectostroma* et notre champignon ne peut pas être rapporté à ce genre créé par Fries (*Systema mycologicum* II) genre *problématique* d'ailleurs. Il ne forme pas de stroma et les macules n'ont guère l'aspect de taches de brûlure (*Maculae foliis inustae*... Sacc. Sylloge XIV, p. 1177).

Nous nous voyons donc, actuellement, dans la nécessité de créer un genre nouveau. Le nom de *Cuticularia* convient parfaitement à notre type, en raison de la situation exclusive de son mycélium.

L'espèce sera dès lors désignée provisoirement sous le nom de *Cuticularia ilicis*.

B. COUPES TRANSVERSALES.

La feuille du Houx a, on le sait, sa face supérieure protégée par un épiderme séparé du tissu palissadique par une couche de cellules formant une zone aquifère, témoin de la xérophilie de la plante. Les cellules épidermiques petites et un peu allongées dans le sens tangentiel sont très légèrement convexes du côté externe. La membrane libre en est épaisse et tout entière cutinisée à l'âge adulte sauf une mince pellicule du côté interne. Malgré cette cutinisation quasi-générale bien mise en évidence par le Soudan, on peut distinguer deux couches que nous appellerons comme par ailleurs *cuticule* à l'extérieur, *couche cuticulaire* au dessous (1). La couche cuticulaire suit exactement les inflexions des cellules épidermiques, alors que la cuticule reste plane par sa surface libre (fig. s pl. XXXIV). C'est entre les deux que le mycélium se développe. (fig. T).

Les filaments mycéliens arrondis quelquefois, plus souvent aplatis dans le sens tangentiel, habituellement isolés, mais pouvant aussi se rapprocher à certains moments, suivent les inflexions de la couche cuticulaire, au lieu de se développer simplement suivant un plan horizontal. Ils apparaissent comme enfouis dans l'épaisseur de la membrane cutinisée qu'ils digèrent surtout par leur face inférieure. Le plancher se montre en effet nettement creusé en face de chacun des filaments alors que le plafond est simplement rugueux (fig. T 8). La réaction colorante du Bleu coton que nous avons employée pour mieux étudier la marche du développement du mycélium met d'ailleurs bien en évidence les produits de cette digestion tout autour des filaments, avec prédominance du côté inférieur. Assez souvent même, la couleur ne se fixe que de ce côté. Il en est presque toujours ainsi d'ailleurs dans la première période de développement.

Tout à fait au début cependant, lorsque les filaments mycéliens cheminent individuellement, il n'en est pas forcément de même. Chaque filament (T 1) peut se creuser un chemin par digestion plus ou moins régulièrement périphérique : C'est ce que l'on voit sur des coupes pratiquées à une faible distance en avant du mycélium, chaque pointe mycélienne étant reconnaissable grâce à la teinte plus foncée du centre du trou creusé dans l'épaisseur de la membrane. La première digestion serait donc dans ce cas régulière au sommet végétatif et ce serait uniquement

(1) Les réactifs iodés (chlorure de zinc, acide phosphorique, etc.) teignent plus énergiquement la moitié inférieure (couche cuticulaire). Il en est de même d'ailleurs de la teinture d'Ajkanna, spécifique de la cutine tout comme le soudan. La Cyanine, ou mieux le Brun B'smarck aqueux se fixent aussi avec plus d'énergie du côté interne.

D'autre part le réactif de Schiff ne teint que la portion profonde (en laissant intacte la couche limitante). Il en est de même du rouge congo et de la safranine.

grâce à elle que le mycélium pourrait progresser. Mais cet état de chose ne persiste pas longtemps, le mycélium augmentant de diamètre en même temps qu'il s'allonge. Bien que cuticule et couche cuticulaire ne soient pas chimiquement bien différenciées, leur distinction optique laisse néanmoins supposer une possibilité de clivage que l'on réalise d'ailleurs mécaniquement par simple pression du couvre objet.

C'est en effet un commencement de dislocation que provoque cet épaissement du mycélium. Nous en avons représenté un exemple en T1 ; un espace lenticulaire, à grand axe relativement faible, constitue le chemin parcouru par le mycélium. Le clivage est néanmoins beaucoup plus facile dans la plupart des cas. C'est ainsi que dans les figures T2 on voit la cuticule et la couche cuticulaire disloquées sur une étendue intéressant jusqu'à trois cellules épidermiques (1). Il est à remarquer que cette dislocation n'est pas ici purement physique ; il ne s'agit pas d'un simple décollement de la cuticule provoqué par l'action mécanique d'un coin constitué par le thalle situé en arrière. La région de séparation des deux strates se présente avec un aspect granuleux et le Bleu coton s'y fixe avec énergie alors qu'il ne se fixe nullement sur le reste de la membrane. Il faut donc voir là un travail de digestion s'accomplissant avec une particulière facilité dans la zone d'accolement des deux strates cuticulaires, ce qui ne veut pas dire que la poussée mécanique n'ait pas aussi sa part d'influence. La figure T3 montre d'ailleurs que cette poussée peut être suffisante pour produire un soulèvement local de la strate extérieure. Il est vrai que dans ce cas la digestion s'étend moins dans le sens tangentiel ; il y a compensation entre les deux phénomènes.

Mais le soulèvement est habituellement difficile par suite de la résistance de la cuticule toujours très épaisse. Or le grossissement du filament mycélien exige l'agrandissement de l'étroit chemin creusé à l'avant du sommet et d'un autre côté la cuticule doit a priori être regardée comme moins vulnérable que la couche cuticulaire sous-jacente. Il est donc tout naturel de voir le chemin s'élargir du côté inférieur. La teinte très foncée qui apparaît sous l'action du Bleu coton montre bien qu'il en est ainsi. Dans les fig. T4 et T5 on voit même que la corrosion secondaire et unilatérale du substratum peut être poussée très loin, jusqu'au point de traverser la couche cuticulaire dans presque toute son épaisseur. Jamais cependant nous n'avons vu la couche cellulosique limitante des cellules épidermiques entamée par le mycélium.

Nous devons ajouter, pour terminer cette étude des sections

(1) Ces coupes sont encore faites en avant des sommets végétatifs.

transversales que l'examen attentif des coupes sériées montre près du mycélium une accumulation de produits chimiquement modifiés par lui du côté inférieur, alors que plus en avant l'ensemble de la plage intéressée est à peu près uniformément granuleux. Il faut en conclure que la digestion se localise peu à peu du côté inférieur qui d'ailleurs s'irrégularise par ce fait même. Nous pouvons donc dire qu'il y a une digestion primaire bilatérale et une digestion secondaire plutôt unilatérale, les deux s'opérant à distance et complétées plus tard par une digestion tertiaire, intercalaire, s'accomplissant au contact immédiat des filaments mycéliens et au dessous d'eux (T8).

A noter que les fig. T6 et T7 nous montrent des régions de digestion comprises entre couche cuticulaire et cuticule suivant les inflexions des cellules épidermiques. Dans la fig. 7 il y a arrêt en face des cloisons épidermiques verticales, ce qui nous paraît démontrer la plus grande résistance de ces régions, et cependant l'inverse semble s'être produit en T6. L'examen de nombreuses coupes nous permet néanmoins de considérer le cas représenté en T7 comme le plus fréquent. La fig. T5 semble d'ailleurs bien montrer que la région correspondant à la membrane épidermique verticale est moins vulnérable, mais le mycélium qui ne cherche qu'à s'étendre vient cependant buter contre cet obstacle en raison même de l'arrêt causé par lui, exercer son pouvoir corrodant avec une particulière intensité à son voisinage immédiat. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que, lors de la disparition de l'obstacle qui peut finir par céder, le chemin se trouve plus élargi là qu'ailleurs. Cet élargissement serait donc dû plutôt à une difficulté qu'à une facilité de progression par corrosion.

C. — COUPES TANGENTIELLES.

Les coupes tangentielles vont nous montrer les faits les plus intéressants au sujet du développement du thalle. La Benzoazurine est encore le réactif qui nous a donné les meilleurs résultats.

Au début du développement, les filaments cheminent, simples ou pourvus de courtes ramifications latérales, sur une longueur parfois très grande, intéressant jusqu'à vingt cellules épidermiques et quelquefois davantage (fig. A1). A la périphérie de toutes les taches d'ailleurs, on voit de pareils filaments qui cheminent irrégulièrement au-dessus de l'épiderme, quoique leur direction générale soit radiale. Généralement cependant les ramifications prennent de bonne heure de l'importance ; elles s'allongent déjà au point de recouvrir jusqu'à deux cellules épidermiques après le cinquième ou le sixième élément touché par le filament mère. Ces branches se ramifient à leur tour et il en résulte des arbuscules irréguliers dont nous avons figuré un exemple en A2. Il s'en faut, naturellement, que tous les filaments issus de la portion thallienne centrale dont la direction est originellement

rayonnante se développent et se ramifient avec la même vigueur. Certains d'entre eux deviennent dominants ; ils peuvent alors donner libre cours à leur tendance originelle, mais à côté se trouvent des filaments dominés qui seront obligés, eux, de profiter des espaces laissés libres par les filaments ou les ramifications voisines, ce qui les détournera du chemin rayonnant normal et en rendra la ramification des plus irrégulières, assez souvent unilatérale sur une longueur parfois considérable.

Assez souvent presque rectilignes, ces filaments mycéliens primaires (A1) apparaissent aussi très fréquemment flexueux (A3), avec des cloisons et des ramifications irrégulièrement distancées. A un faible grossissement (A2) leur cheminement paraît se faire indépendamment de l'arrangement des cellules épidermiques. Et cependant plusieurs des coupes transversales que nous avons figurées en T (1, 4, 5) semblent montrer nettement l'influence de l'architecture épidermique. Cela est confirmé par l'examen de beaucoup de coupes tangentielles, à la condition d'observer à un grossissement suffisamment fort. C'est bien le cas en A3. Le mycélium paraît bien suivre les lignes de dépression intercellulaires, et c'est précisément pour cela que ce mycélium est flexueux, les cellules épidermiques n'ayant pas des contours franchement rectilignes.

Il s'en faut cependant que l'influence de l'architecture épidermique ait ici l'importance que nous avons notée dans la plupart des types précédemment étudiés.

Il n'est pas inutile d'ajouter que les cloisons se montrent de préférence au niveau ou au voisinage des lignes d'union des cellules épidermiques, que les ramifications tendent à se développer dans ces mêmes régions et que d'autre part elles naissent presque constamment sur les portions convexes du filament. Ces derniers faits sont d'ailleurs conformes à l'hypothèse que nous avons déjà formulée à maintes reprises ; il est tout naturel que les ramifications naissent en ces points, la poussée protoplasmique doit s'y exercer avec plus de facilité qu'ailleurs, vu la petitesse relative de l'angle d'insertion.

Le mycélium reste régulier quant au diamètre sur une assez grande longueur des filaments, mais à partir du moment où le mycélium a recouvert l'épiderme de la tache d'un irrégulier et lâche réseau de ramifications, le diamètre de chacune d'elles devient lui-même irrégulier. Les ramifications de filaments différents, mais voisins, finissent par venir au contact, par buter les unes contre les autres sous des angles variables. Leur direction subit par ce fait même des détournements variés ; des dilatations apparaissent, ce pendant que le diamètre général lui-même s'exagère (fig. C).

Ici encore donc, nous voyons se succéder deux phases dans la vie du parasite, *phase d'exploration* d'abord, *phase de remplis-*

sage ensuite. C'est en effet vers l'intérieur des taches que se rencontre le mycélium représenté en C. Mais plus avant encore nous allons voir le mycélium se modifier davantage et devenir profondément variqueux. C'est ce que montrent les fig D (1). La différence morphologique entre ce mycélium coralloïde (D1) et le mycélium simplement filamenteux du début (A2) est même telle qu'on serait porté à les considérer comme appartenant à deux parasites spécifiquement distincts si l'étude attentive du développement ne permettait de saisir le passage progressif de l'un à l'autre ou mieux encore la transformation graduelle de l'un en l'autre.

La figure D1 d'ailleurs montre bien la liaison du mycélium coralloïde central avec les portions filamenteuses périphériques *a*, *b*, *c*. Nous avons en outre pour plus de clarté représenté par les figures D2 et D4 des rameaux coralloïdes bien distinctement liés à la branche filamenteuse. En D2 même la corallisation de l'un des rameaux, si l'on peut ainsi s'exprimer, est simplement en train de s'effectuer ; elle n'est que locale, la ramification a conservé sa régularité à une faible distance du filament mère.

L'étude attentive, par déplacement progressif du plan optique, par le maniement de la vis micrométrique, montre bien l'influence de l'architecture épidermique sur le développement de ce mycélium.

Déjà les coupes transversales (T7) nous ont montré que les cellules épidermiques pouvaient être intéressées sur toute leur surface externe ; les régions cuticulaires correspondant aux cloisons verticales plus résistantes paraissent donc nettement moins vulnérables que le restant. C'est ce que l'on voit assez souvent aussi sur les coupes tangentielles. Au dessus des cellules épidermiques, le mycélium s'étale en diffusant irrégulièrement pour ainsi dire des deux côtés, comme si la descente de la cependant bien faible pente de la cellule était difficile. Ailleurs, le mycélium apparaît sur les coupes transversales logé tout près de la cloison verticale ; il tend naturellement à augmenter son diamètre à la fois en remontant le flanc de la cellule et en se dirigeant vers le fond de la dépression. Ici encore son développement devra s'irregulariser et des hernies apparaîtront comme précédemment, mais irrégulièrement des deux côtés, parfois même d'un seul côté lorsque l'un des deux obstacles est beaucoup plus facile à vaincre. Ailleurs encore, quoique plus rarement peut-être, ce même mycélium est logé dans l'axe même de la dépression et il prend alors l'aspect de boudin variqueux des deux côtés (D3 et D4), alors que lorsqu'il se trouve placé au dessus du dôme épidermique il a une plus grande tendance à s'étaler, à devenir palmelloïde.

(1) Il est à remarquer que ces portions très dilatées sont non pas isodiamétriques, mais très aplaties dans le sens tangentiel.

Il faut ajouter qu'assez souvent deux rameaux en arrivent à cheminer, côte à côte, leur dilatation commune aboutissant alors de temps à autre, rarement il est vrai, à un recouvrement plus ou moins complet. Il y aurait dans ce cas un commencement de stroma.

Telles sont les conclusions auxquelles on arrive lorsque l'on examine des préparations récentes traitées par la méthode de la Benzoazurine que nous avons décrite en détail au début de ce mémoire. Quelque précaution que l'on prenne dans l'action des réactifs qui précèdent la coloration ou dans la coloration elle-même, quelque soin que l'on apporte à l'éclaircissage par l'acide lactique postérieur à la fixation de la couleur, il semble bien que l'ensemble teint en bleu, filaments réguliers ou filaments variqueux, masses corolloïdes ou palmelloïdes, appartienne en propre au thalle du parasite. Mais que l'on examine les mêmes préparations après un séjour prolongé, de trois mois par exemple, dans la gélatine glycinée, on les trouvera bien plus éclaircies et leur observation à un fort grossissement nous conduira à une interprétation des faits un peu différente.

Considérons par exemple les fig. F 1, 2, 3 représentant des extrémités mycéliennes choisies à dessein pour montrer une gamme décroissante quant au diamètre et pour montrer en même temps l'influence physique du substratum sur l'orientation du thalle, l'influence décisive des dépressions qui invitent les filaments mycéliens à se ramifier ou tout au moins à émettre de courtes expansions en face de chacune d'elles. Ces portions mycéliennes terminales ont été examinées sur une même préparation après trois (F1) et six mois (F2 et F3) de séjour dans le médium. Dans la fig. 1 le contour est devenu très frangé, de lisse qu'il était dans la préparation récente : la teinte bleue y est très prononcée surtout en face des pointements qui coïncident avec les dépressions intercellulaires. Cette zone vivement colorée en bleu foncé est d'ailleurs plus épaisse en ces régions que sur le reste de la périphérie. A l'intérieur de cette première zone souvent courtement estompée en direction centripète, s'en trouve une deuxième colorée en bleu très pâle. Vient ensuite l'axe qui lui est à peu près incolore et se présente sous l'aspect d'un fossé à bords coupés net.

Dans les figures 2 et 3 la teinte a beaucoup diminué d'intensité. La zone périphérique est devenue très mince et n'est plus indiquée que par une légère couche de granulations d'un bleu pâle.

Comment interpréter cela si ce n'est comme un mycélium entouré d'une poche de digestion. Le filament mycélien est représenté par le fossé axial ; il est enveloppé d'une gaine qui ne me paraît pas lui appartenir en propre, mais constituer plus simplement le chemin creusé par lui dans l'épaisseur de la membrane qu'il attaque par voie chimique.

Examinons maintenant non plus des extrémités mycéliennes

plus ou moins irrégulières, mais des portions régulières de gros filaments E. Nous aurons la preuve de l'hypothèse que nous venons de formuler. Au lieu d'un simple fossé continu, nous trouverons toujours des cloisons transverses et avec un peu d'attention, si le grossissement est suffisant nous pourrions même distinguer la membrane propre du filament grâce à un trait très fin qui apparaîtra dans la deuxième zone claire, à une faible distance du fossé (E 1).

Ces gros filaments pourront il est vrai, de temps à autre, présenter une structure plus complexe dont nous avons représenté un spécimen par la fig. E 2.

Au lieu d'un axe simple comme dans la figure E 1, nous pourrions trouver à l'intérieur du filament deux cordons *a b*, quelquefois même un troisième, cordons interrompus par places. Avec le temps, ces cordons deviennent tellement pâles qu'ils passent inaperçus comme au début de la coloration par suite d'un phénomène inverse ; mais en faisant l'examen au moment favorable, ni trop tôt ni trop tard, ils se détacheront nettement grâce à une suffisamment énergique fixation du colorant. Autour de chacun d'eux et à une faible distance se montre une simple et délicate ligne d'un bleu très pâle ; nous venons de voir que c'est là la membrane propre des filaments ; vient ensuite une zone claire et enfin une zone périphérique foncée, granuleuse, pour le moins aussi colorée que les cordons axiaux, la coloration s'y maintenant d'ailleurs beaucoup plus longtemps (1).

Les cordons axiaux dont nous venons de parler correspondent donc à la cavité de filaments bourrés d'un protoplasme qui retient énergiquement le Bleu colon ; les interruptions correspondent aux cloisons transverses qui elles se colorent infiniment peu. Les ramifications de ces filaments, au lieu de diverger, courent parallèlement aux branches mères comme pour profiter du chemin d'ailleurs relativement large creusé par elles. C'est là une preuve nouvelle de l'influence physique du milieu sur la morphologie du thalle, sur l'arrangement de ses divers éléments. Il faut ajouter que dans ce cas le filament mère cheminaît dans l'axe des dépressions intercellulaires ; mais on conçoit que pareille disposition puisse se rencontrer ailleurs, le creusement du chemin devant avoir une tout autre influence que le léger enfoncement des cloisons épidermiques verticales.

Arrivons maintenant, pour terminer, à une particularité morphologique plus curieuse encore et dont nous n'avons rencontré aucun exemple par ailleurs. Cette particularité est déjà visible sur les figures A qui représentent des portions mycéliennes cependant vues à grossissement très faible.

Nous voulons parler des ampoules qui terminent de nombreux

(1) C'est par erreur que cette couche périphérique a été représentée plus claire dans le dessin, c'est l'inverse qu'on aurait dû figurer.

courts rameaux nés sur les filaments mycéliens du premier âge, dans la phase d'exploration. On ne les observe jamais qu'à ce moment, sur les très jeunes taches par conséquent ou seulement à la périphérie des taches plus anciennes ; les principaux types en ont été représentés en B.

Habituellement simples, ces ampoules sont quelquefois doubles ; tantôt il s'en forme deux, l'une à la suite de l'autre, sur un même pédicule, l'ampoule basilaire étant dans ce cas souvent fusiforme, alors que la terminale est toujours plus ou moins régulièrement sphérique, tantôt le support se bifurque pour porter alors deux ampoules divergentes courtement pédiculées.

Il arrive également qu'immédiatement au-dessous de l'ampoule, un ou deux rameaux grêles naissent du support également grêle. C'est ce que l'on voit par exemple en B, où deux ramifications du pédicule se dirigent le long de la cloison épidermique alors que l'ampoule se développe sur le flanc de la cellule ; c'est d'ailleurs ce que l'on remarque dans la plupart des cas.

Nous avons employé le mot de pédicule pour désigner le support de l'ampoule. Ce support est en effet un filament habituellement court et grêle, exceptionnellement aussi robuste que le filament mycélien d'où il dérive et parfois alors cloisonné (B 2) : Ce grêle filament support peut également s'allonger, en devenant alors flexueux (B 3) l'ampoule terminale tendant alors à devenir plutôt pyriforme.

Nous avons représenté plusieurs exemples d'ampoules superposées et séparées par un simple rétrécissement très prononcé. Mais il arrive aussi qu'après la première ampoule basilaire, une sorte de boyau robuste et plus ou moins sinueux apparaisse pour se terminer par une nouvelle ampoule réduite à une simple dilatation terminale. Les deux ampoules alors bien distancées sont en somme peu visibles, l'ensemble constituant simplement une sorte de boudin relié au mycélium par un court pédicule (B 4).

De temps à autre, on rencontre d'ailleurs des ramifications très dilatées, courtes, également pédiculées mais coniques au lieu de renflées au sommet (H 1), ou bien encore des ensembles tels que celui qui est représenté en D4 et dont nous avons déjà parlé plus haut. De pareilles modifications s'observent du côté du centre des taches, au voisinage immédiat du mycélium d'apparence coralloïde, alors que les ampoules bien définies se montrent seulement à la périphérie, sur le mycélium grêle, lisse, régulier. Est-ce une raison pour assigner à ces productions un rôle différent ?

A considérer ces ampoules à un faible grossissement ou même à un fort grossissement sur des préparations récentes, on serait tenté de les considérer comme représentant ou bien un appa-

reil reproducteur, ou bien un appareil de fixation ou d'absorption, comme des sporès, des suçoirs ou des pelotes adhésives jusqu'à un certain point comparables aux dilatations fixatrices des extrémités de vrilles de diverses Ampélidées telles que les *Quinaria* et diverses espèces de *Cissus*.

Nous ne pouvons voir là un appareil reproducteur, car ces ampoules sont toujours intramembraneuses. Si elles étaient reproductrices elles se montreraient à l'extérieur, après percement ou éclatement des couches extérieures.

L'hypothèse la plus séduisante consisterait à les regarder comme des organes d'adhésion ou de fixation. L'examen de la figure E 2 sur laquelle nous avons longuement insisté pour expliquer la complexité des cordons mycéliens pourrait conduire l'observateur superficiel à cette interprétation des faits. On pourrait peut être à la rigueur concevoir un mycélium rampant sur le plancher épidermique et se fixant au substratum, se palissant en quelque sorte à l'aide de ces multiples crampons. Cela serait plausible chez un mycélium superficiel (1), mais pourquoi pareil phénomène s'observerait-il sur des arbuscules logés dans l'épaisseur de la membrane ?

Ces dilatations constituent-elles des suçoirs ? Le mycélium serait alors surtout passif comme celui des Urédinées, Péronosporées, etc. Dans ces groupes le développement et le rôle des suçoirs s'explique aisément. Le mycélium chemine dans l'épaisseur des membranes, entre les cellules ; il est tout naturel qu'il envoie des prolongements à leur intérieur pour mieux assurer sa nutrition (2), son rôle à lui étant surtout un rôle de conduction et d'emmagasinement bien que la réalité de l'osmose générale ne doive pas être mise en doute. D'un autre côté, ces prolongements intracellulaires lui assurent une plus parfaite stabilité.

Le développement d'un mycélium dans l'épaisseur de la membrane et qui plus est dans son milieu ne répond pas à une telle nécessité. On conçoit la nécessité ou si l'on préfère l'utilité de ces suçoirs dans un milieu hétérogène, avec une vie mixte, si l'on veut ; il n'en est pas de même dans le cas qui nous occupe.

Les suçoirs des mycéliums superficiels (*oidiums*) ou internes intercellulaires (*Péronosporées* etc) se développent dans un mi-

(1) Le mycélium des Frysiphées est bien pourvu de suçoirs verticaux, organes de fixation en même temps que d'absorption.

(2) Rappelons pour mémoire que ces suçoirs qui existent chez Frysiphées, Urédinées, Ustilaginées et Péronosporées ne seraient pas intracellulaires, au sens vrai du mot. Ils ne seraient pas libres de contact avec le protoplasme et se contenteraient de refouler la membrane élastique de la cellule parasitée (Ustilaginées d'après F. de Waldheim, in *Jahrb. f. Wissensch. Bot.* VII) ou l'irriteraient au point de l'amener à construire une muraille callosique en avant de chacun d'eux (MANGIN, op. cit. p. 29).

Mis à n'en est pas moins vraie nutrition du thalle par osmose double dans ce cas comme pour les filaments mycéliens, est facilitée tout de même, le suçoir s'engageant-plongeant dans le milieu nutritif qu'est la cellule parasitée.

lieu différent de celui dans lequel chemine le mycélium d'où ils sont sortis et dont ils vont assurer à la fois la nutrition et la stabilité. Ici au contraire ils se développeraient dans le même milieu, milieu que nous pouvons considérer comme homogène, et qui plus est dans le même plan.

Revenons cependant à l'examen de la figure E 2 qui est loin de représenter une exception. Les ampoules pédiculées sont superposées aux cellules épidermiques, cas de beaucoup le plus général, alors que leur support grêle est logé dans l'axe d'une dépression intercellulaire, qu'il correspond à une cloison épidermique verticale. Il y a dès lors une certaine hétérogénéité dans le milieu, hétérogénéité que nous avons tout lieu de regarder comme simplement physique, il est vrai. Est-ce suffisant pour nous expliquer le développement de ces appareils mixtes de fixation et d'absorption que seraient les suçoirs.

Quelques mots sur leur structure anatomique.

Elle n'est pas foncièrement différente de celle du mycélium, la figure H le montre. Sur les préparations fraîches la teinte des ampoules est beaucoup plus prononcée que celle du mycélium. Il en était de même pour ces sortes de boudins (D4) appendus au mycélium, que l'on rencontre sur le pourtour du thalle coralloïde. Leur surface est cependant plutôt granuleuse, au lieu de lisse ; c'est ce que l'on voit dans la fig. H 1 qui représente il est vrai un appendice cylindrique, mais l'aspect est le même chez les ampoules. En H2 d'ailleurs, l'ampoule basilaire a conservé cet aspect alors que l'ampoule terminale s'est éclaircie : il s'agit d'une vieille préparation. Comme pour le mycélium représenté en E et F en effet, peu à peu l'éclaircissement par décoloration se produit et finalement les coupes optiques deviennent faciles. Le centre de l'ampoule avec l'axe du pédicule régulier ou dilaté par places (H6) se distinguent alors du reste. Tout autour se voit une zone plus claire, puis une dernière zone périphérique au contraire très foncée et se présentant avec le même aspect frangé que le pourtour des filaments mycéliens proprement dits. La lumière de chacun de ces éléments, la portion active, vivante, est donc fort réduite par rapport à la gaine. Comme pour le mycélium, nous ne pouvons voir là qu'une portion thalline entourée de sa poche de digestion. L'intensité de la digestion doit pouvoir être mesurée par l'épaisseur de la poche et par l'intensité de coloration de la zone périphérique, deux choses d'ailleurs étroitement solidaires. Si cette interprétation est la bonne, ce qui ne nous paraît pas pouvoir être mis en doute, les ampoules seraient donc des régions suivant lesquelles la corrosion de la membrane se poursuit avec une particulière intensité. Ces ampoules joueraient donc bien le rôle de suçoirs (1).

1 Au point de vue morphologique si ce n'est au point de vue fonctionnel ces différenciations se rapprochent beaucoup des suçoirs de diverses *Pero-*

Mais comment se fait-il donc que ces prétendus suçoirs ne se distinguent qu'à la périphérie des taches, durant cette première phase que nous avons qualifiée de phase d'exploration. Plus tard advient la phase de remplissage. Les ramifications se sont étendues et multipliées, le thalle est devenu grossièrement réticulé et à ce moment les ampoules n'existent plus. Il semble cependant que ces suçoirs, si suçoirs il y a, devraient se multiplier à mesure que le thalle se développe. C'est bien ce que l'on voit dans les mycéliums régulièrement pourvus de ces organites, que la vie en soit superficielle ou au contraire entophytique. Ici au contraire il paraît y avoir disparition ; cette disparition ne peut cependant pas être considérée comme réelle, il ne saurait être question de résorption, nous en trouverions bien des traces d'ailleurs. Il ne reste dès lors qu'une hypothèse à envisager, celle de la transformation de ces organes qui paraissent avoir terminé leur différenciation en branches mycéliennes identiques à celles qui résultent de la ramification directe des filaments primaires. Nous aurions dès lors des *sucçoirs temporaires* que nous pouvons en outre qualifier d'*évolutifs* pour qu'il n'y ait pas d'équivoque. Nous ne voyons pas d'autre façon de sortir de ce dilemme.

Il faut reconnaître d'ailleurs qu'il n'y a là qu'une demi-explication. Pourquoi ce renflement en boule terminant un rameau particulièrement grêle et effilé ? Faut-il voir là le résultat d'une inégale répartition de l'activité protoplasmique. Faut-il admettre que des ramifications grêles se sont tout d'abord développées, que leur développement en diamètre comme en longueur a été entravé par la trop grande intensité relative du courant protoplasmique dans l'axe du filament mère et qu'alors la faible poussée latérale incapable de produire l'allongement du filament s'est tout entière employée à son renflement terminal ? Mais nous n'avons jamais pu rencontrer des pédicules sans renflement ; et d'ailleurs si l'idée que nous venons d'émettre est conforme à la réalité des faits, comment se fait-il que la digestion soit particulièrement intense autour du renflement : lenteur d'évolution et intensité de digestion devraient s'exclure. Faut-il admettre en outre que cet état de choses ne persiste que pendant un certain temps, la force expansive du mycélium étant limitée, et qu'alors l'activité vitale se reporte en arrière ou plutôt sur les côtés pour faire allonger l'axe des ampoules et les développer en rameaux qui plus tard subiront le sort général de l'hypertrophie ? Nous ne faisons que poser des questions.

nosporées (de ceux par exemple du *Peronospora parasitica* ; voir Mangin, op. cit.).

Comme chez les Péronosporées la gaine est à réaction callosique, mais tandis que Mangin la regarde comme une muraille produite sous l'effet de l'irritation de la cellule parasitée qui oppose ainsi un certain obstacle à la diffusion des principes nutritifs (loc. cit. p. 29), nous la considérons plutôt comme une région de digestion.

Comme d'autre part, on trouve toujours ces particularités à la périphérie des taches, et que de plus nous n'avons jamais pu observer des taches adultes pourvues de fructifications, nous nous sommes peut être avancés tout à l'heure quand nous avons admis la disparition des ampoules à un moment donné. Peut-être la région périphérique des taches en est-elle toujours pourvue : on aurait alors des suçoirs persistants quant à leur forme et à leur fonction. Cette hypothèse est peut être tout aussi plausible que la première, car jamais nous n'avons pu suivre l'allongement progressif et cependant nécessaire des ampoules. Comme cependant on en rencontre d'ovoïdes, alors que la majeure partie d'entre elles sont arrondies, comme d'autre part on rencontre de temps à autre des dilations cylindriques qui nous paraissent avoir la même valeur (H1) on a peut être par cette observation même la preuve de l'évolution recherchée. Cette évolution peut être progressive au-dessous de l'ampoule comme au-delà et passer par le fait même inaperçue. Toutes les suppositions sont permises ; de nouvelles observations s'imposent pour éclairer cette question de morphologie et de biologie tout à la fois.

D. RÉSUMÉ

Par ses caractères extérieurs la maladie du Houx ressemble passablement à celle du *Cycloconium* de l'olivier.

Par sa situation, ses réactions colorantes et même jusqu'à un certain point par sa marche, le thalle de ce parasite qui nous reste systématiquement inconnu est d'ailleurs voisin du premier.

Le mycélium est à tout instant colorable par la Benzoazurine et le Bleu coton.

Les filaments mycéliens se développent dans la portion cutinisée de la membrane épidermique, dont la moitié inférieure est cependant distincte de la supérieure. Chez le *Cycloconium* la digestion était périphérique, plus prononcée il est vrai du côté inférieur. La corrosion inférieure l'emporte ici au point de paraître exclusive.

Elle est saisissable à une distance notoirement plus grande que dans le cas du *Cycloconium*.

Malgré cela les filaments mycéliens voient leur direction jusqu'à un certain point influencée par l'arrangement de l'épiderme. Guidés parfois par les cloisons verticales contre lesquelles ils s'adossent au début du développement, ils tendront plus tard à intéresser la surface entière des cellules épidermiques.

Le développement du thalle comprend deux phases : une phase de prise de possession et une phase de remplissage ou si l'on préfère une phase d'exploration et une phase de prise de possession. Durant la première phase, les filaments mycéliens

sont relativement grêles et réguliers. Habituellement simples ; ils en arrivent parfois à s'associer en cordons. Durant la deuxième phase au contraire, ils paraissent énormes, leur diamètre n'étant réglé que par la largeur même des cellules épidermiques au-dessus desquelles ils se développent. Cette apparence est donnée par la constitution d'une large gaine de digestion autour du filament.

La différenciation de suçoirs (?) constitue l'une des particularités les plus intéressantes au point de vue morphologique et même biologique.



RÉSUMÉ GÉNÉRAL

A. — SITUATION DU THALLE.

Chez toutes les espèces étudiées le thalle est totalement ou partiellement sous cuticulaire. Lorsqu'il est partie superficiel et partie profond, la portion profonde est la plus âgée ; le début de l'évolution se poursuit toujours au sein de la membrane épidermique externe (1).

Le thalle est entièrement subcuticulaire chez les espèces suivantes : *Cycloconium xlocoginum*, *Cuticularia Ilicis*, sp. nov., *Stigmatea Robertiani* et *Fusicladium Pruni*, sp. nov.

Chez le *Fusicladium pyrinum* et le *Fusicladium dendriticum* il reste dans cette même situation lorsque le parasite attaque les feuilles. Il devient plus tard profond, lorsqu'il s'attaque au fruit et à la tige.

Chez le *Marsonia Rosa*, le *Venturia circinans* et le *Fusarium Hordearium*, tous les trois parasites des feuilles, le thalle peut parvenir à l'état adulte, c'est à dire fructifier, tout en restant sous cuticulaire. Il devient néanmoins presque toujours profond chez le *Fusarium*, assez souvent chez le *Venturia*, plus rarement chez le *Marsonia*.

Chez le *Myceloderma cuticularis* dont le développement peut continuer après la chute de la feuille parasitée, la pénétration s'observe fréquemment au cours de la deuxième phase (*phase saprophytique*).

La pénétration ne paraît réellement indispensable que chez le *Guignardia Bidwelli*.

Bien que constante ou presque dans les *Tavelures* carpiques ou caulinaires du Pommier et du Poirier, cette pénétration n'est au fond pas indispensable dans ce cas, puisque les fructifications sont capables de se différencier aux dépens du mycélium sous cuticulaire et ce avant même le développement de ramifications profondes.

(1) Il y a là une différence fondamentale d'avec ce que l'on observe chez beaucoup d'Exosécès, d'Hyphomycètes et même de Mélanconiales où le mycélium profond à l'état purement végétatif devient finalement sous cuticulaire au moment de la fructification. Il y a inversion dans la marche du développement.

N'envisageant que la question de constitution du thalle végétatif, le qualificatif de *subcuticulaire* mérite donc bien d'être réservé aux types chez lesquels le début du développement (ou même l'évolution entière) s'accomplissent au dessus de l'épiderme.,

Ces diverses modalités peuvent se résumer par le tableau suivant :

		<i>Fusicladium pyrinum</i> . . . sur <i>dendriticum</i> } feuilles	
I. Thalle entièrement subcuticulaire		<i>Cycloconium oleaginum</i> <i>Cuticularia Ilcis</i> <i>Stigmatea Robertiani</i> <i>Fusicladium Pruni</i>	
II. Thalle partiellement profond, cette deuxième partie se développant	} toujours	Indisp. à la fructificat.	<i>Guignardia Bidwelli</i>
		pas indispensable	(<i>Fusicladium pyrinum</i> } sur fruit <i>dendriticum</i> } et tige
	} p. toujours	fréquent (ap. la mort de la feuille	<i>Myceloderma cuticularis</i>
		ment avant	<i>Fusarium Hordearium</i>
		assez fréquemment . . .	<i>Venturia circinans</i>
		rarement	<i>Marsonia Rosæ</i>

B. — CARACTÈRES DU MYCÉLIUM.

A n'envisager le thalle qu'à la fin de son évolution, en n'étudiant les parasites comme on le fait si souvent qu'après la mort de la région parasitée, après le développement des fructifications, on pourrait établir la distinction suivante :

I. Thalles colorés : *Marsonia Rosæ*, *Myceloderma cuticularis*, *Fusicladium Pruni*.

II. Thalles incolores : *Guignardia Bidwelli*, *Venturia circinans*, *Stigmatea Robertiani*, *Cycloconium oleaginum*, *Cuticularia Ilcis*, *Fusarium Hordearium*, *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum*.

Il est vrai que les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* constitueraient plutôt un terme intermédiaire, puisque le brunissement gagne la portion végétative toutes les fois que par suite de son développement même elle devient libre de contact avec l'air, ce que nous pouvons considérer comme un accident. Indépendamment de cela le mycélium de ces deux espèces peut brunir en s'enkystant ; ce phénomène est particulièrement net dans le fruit.

L'étude du développement nous montre d'ailleurs que ce cadre est trop rigide. Le *Fusicladium Pruni* et le *Marsonia Rosæ* par exemple ont un mycélium incolore au début ; ce mycélium peut même fructifier à cet état, mais toujours il finira par devenir entièrement brun.

Il ne reste donc que le *Myceloderma cuticularis* dans la première section. Et encore convient-il de rappeler que tout à fait au début, le mycélium est incolore ou légèrement flavescent, la teinte brune apparaissant il est vrai de très bonne heure.

Nous arrivons donc à la classification suivante.

I. Thalle coloré.....		<i>Myceloderma cuticularis</i>
II. Thalle d'abord incolore puis brun	Brunissement normal et général	<i>Marsonia Rosæ</i>
	lisse.....	<i>Fusicladium Pruni</i>
	Brunissement localisé superficiel ou après enkystement.....	» <i>pyrinum</i>
		» <i>dendriticum</i>
III. Thalle incolore.....		<i>Fusarium Hordearium</i>
		<i>Cycloconium æleoginum</i>
		<i>Venturia circinans</i>
		<i>Cuticularia Ilcis</i>
		<i>Stigmatea Robertiani</i> (1)
		<i>Guignardia Bidvelli</i> (2)

C. — VIE SUBCUTICULAIRE ET VIE INTRACUTICULAIRE.

Le thalle auquel nous avons donné le qualificatif de *subcuticulaire* ne répond littéralement à cette définition, n'est exactement logé au dessous de la cuticule que chez les espèces suivantes : *Guignardia Bidvelli*, *Stigmatea Robertiani*, *Venturia circinans*, *Fusarium Hordearium*, *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* sur feuilles, *Marsonia Rosæ*. Chez cette dernière espèce, il est même plus souvent placé au dessous de la couche cuticulaire, couche d'ailleurs très mince et qui n'est bien mise en évidence que sur les nervures.

Chez le *Fusarium Hordearium*, l'invasion précoce des gaines ou des nervures permet au mycélium de se développer dans l'épaisseur de la couche cellulosique divisée d'ailleurs en deux strates assez nettes et d'égale épaisseur.

Chez le *Cycloconium æleoginum*, le *Myceloderma cuticularis*, le *Cuticularia Ilcis*, il est exactement intracuticulaire.

Chez le *Fusicladium pruni*, il est logé dans l'épaisseur de la membrane épidermique, mais son développement a normalement lieu dans l'épaisseur de la cuticule.

Cette même situation s'observe chez les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* des fruits, mais on trouve du mycélium à tous les niveaux. Il en est souvent de même d'ailleurs chez le *Marsonia Rosæ*, bien que la majeure partie de la membrane épidermique soit cellulosique chez le Rosier au lieu de cutinisée comme dans la Pomme et la Poire.

D. — MODE DE PROGRESSION DU MYCÉLIUM.

Le mycélium progresse uniquement ou presque par voie chimique chez *Fusicladium Pruni*, *Cycloconium æleoginum*, *Cuticularia Ilcis*, *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* sur fruits.

Cette progression se fait au contraire surtout par voie mécanique chez *Myceloderma cuticularis*, *Guignardia Bidvelli*, *Venturia circinans*, *Stigmatea Robertiani*, *Fusarium Hordearium*, *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* sur feuilles.

1 Nous n'envisageons que l'ensemble du thalle, mais nous avons vu qu'il existait tout autour des périthèces un disque de mycélium brun.

(2) Il ne s'agit pas de l'ensemble du thalle développé sur feuilles, le seul qui ait été étudié dans ce travail. Sur les fruits secs, les pycnides sont réunies par un abondant mycélium brun que le traitement par les acides azotique et lactique met bien en évidence.

Le *Marsonia Rosa* peut être considéré comme intermédiaire.

Le *Stigmatea Robertiani* nous présente le meilleur type de progression mécanique ; le *Cycloconium æleoginum* le meilleur type de progression chimique.

La corrosion est centrique ou périphérique dans ce dernier cas ; il en est de même dans le *Cuticularia Ilcis* ; elle est plutôt unilatérale chez les *Fusicladium*, *Pruni*, *pyrinum* et *dendriticum* au sein de la portion cutinisée, mais comme l'appui cellulosique est très mince dans la Pomme et la Poire, très épais au contraire dans la Prune, on peut penser que le sens de la corrosion est motivé par une raison d'ordre chimique dans le premier, et plutôt par une raison d'ordre physique dans les deux autres.

Avec la corrosion centrique, le type peut être qualifié d'*intra-cuticulaire* ; avec la corrosion latérale, le mycélium appuyant sur la couche cellulosique peut être qualifié de *subintracuticulaire*. Les vrais types *subcuticulaires* sont ceux qui progressent par voie mécanique.

La corrosion du type unilatéral peut exceptionnellement passer au type centrique. C'est le cas du *Fusicladium Pruni* qui en face des piliers épidermiques verticaux corrode la couche cellulosique par sa face inférieure.

Il en est parfois de même chez les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* (sur fruits) qu'il s'agisse de corrosion de la cuticule seulement (*F. dendriticum*) ou de la portion cellulosique sous-jacente (*F. pyrinum*).

De même les mycéliums qui progressent normalement par voie mécanique en provoquant le décollement de la cuticule peuvent agir chimiquement sur la membrane cellulosique sous-jacente et la corroder. C'est le cas du *Fusarium Hordearium* sur les nervures et la gaine, du *Venturia circinans* sur les nervures et le Pétiole. C'est a fortiori le cas du *Marsonia Rosa* (Il ne s'agit d'ailleurs en l'espèce que d'une question de quantité).

Ces faits peuvent être synthétisés par le tableau suivant (voir aussi *fig 31*).

I. Développement dans la cuticule.	avec corrosion fréquente mais localisée de la couche sous-jacente.	<i>Fusicladium Pruni</i>	sur fruit	B. sub. intra-cuticul.	progression surtout chimique	corrosion latérale
		<i>Fusicladium pyrinum</i> <i>dendriticum</i>				
II. Développement sous la cuticule	à peu près entièrement	<i>Cuticularia Ilcis</i>	sur fruit	A. intra-cuticul.	progression tout chimique	corrosion centrique
		<i>Cycloconium æleoginum</i> <i>Mycoderma cuticularis</i>				
	avec corrosion progressive de la couche sous-jacente	<i>Venturia circinans</i> <i>Fusarium hordearium</i> <i>Marsonia Rosa</i>	sur feuille	C. sub. cuticul.	Progression surtout mécanique pouvant devenir chimique lorsque la membrane s'appaisit. (1)	
		<i>Guignardia Bidwelli</i> <i>Fusicladium pyrinum</i> <i>dendriticum</i> <i>Stigmatea Robertiani</i>				
	sans corrosion sensible					

(1) Le *Marsonia Rosa* devrait être m's à part puisque l'on observe fréquem-

Il ressort de l'examen de ce tableau ainsi que de notre exposé analytique général que le mode de vie est sous la dépendance des qualités structurales du substratum.

1) Le thalle est *subcuticulaire*, la progression en est mécanique lorsque la membrane épidermique dans son ensemble et la lame cutinisée considérée isolément sont minces, lorsqu'en même

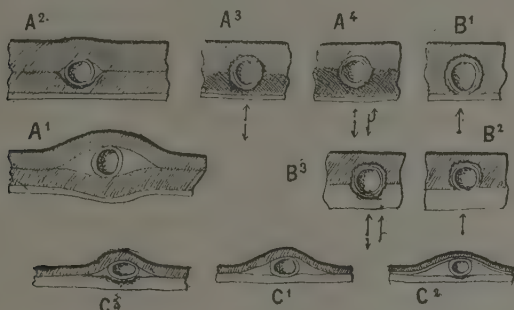


FIG. 31. — Schémas représentant les divers mycéliums dans leur situation et leur mode d'action sur le substratum. (La portion cellulosique de la membrane est laissé en blanc).

A. Intracuticulaires. — 1, *Myceloderma*; 2, *Cuticularia*; 3, *Cycloconium*; 4, *Fusicl. dendriticum* (accid.).

B. Subintracuticulaires. — 1, *Fusicl. pyrinum* et *dendriticum* (fruit, cas général); 2, *Fusicl. Pruni* (cas général); 3, *F. Pruni* (au-dessus des piliers verticaux).

C. Subcuticulaires. — 1, *Guignardia*, *Fus. pyr.* et *dendrit.* (sur feuille), *Stigmatea*; 2, *Marsonia*; 3, *Venturia*, *Fusarium*,

temps leur séparation par clivage est facile et que l'élasticité de la cuticule permet son soulèvement.

2) Lorsque la cuticule est épaisse, le thalle peut rester subcuticulaire, la progression mécanique faisant place à une corrosion profonde (type *subcuticulaire*) par suite de la difficulté de soulèvement de la lame extérieure à lui, ou bien devenir franchement *intracuticulaire*.

3) La vie intracuticulaire peut se manifester de deux façons. Si cette cuticule est clivable, si la portion externe est en même temps suffisamment élastique pour pouvoir se soulever en même temps, la progression sera mécanique (*Myceloderma cuticularis*).

ment des filaments immergés au sein de la membrane cellulosique, lesquels progressent surtout par voie chimique. On sait d'ailleurs que le mycélium superficiel est, au moins au début, séparé de la cuticule par une mince lame non cutinisée.

On pourrait dès lors établir la distinction suivante :

- I. Parasites intracuticulaires (y compris subintracuticulaires);
- II. " intracellulosiques (*Marsonia*).
- III. " intercuticulo-cellulosiques (ou subcuticulaires vrais).

Si ces deux conditions réunies ou séparées viennent à faire défaut, la progression se fera chimiquement (*Cuticularia Ilcis*, *Cycloconium æleoginum*). Dans le premier cas, la stratification existe, mais le clivage est difficile ; dans le deuxième, la cuticule est homogène, morphologiquement du moins. Elle ne l'est pas au point de vue chimique, les réactifs des composés pectiques (rouge de ruthénium) et aldehydiques (réactif de Schiff) se fixant sur la moitié interne seulement. Cette particularité chimique vient compenser l'influence de la première absente. C'est sans doute parce que l'homogénéité de la cuticule est encore plus grande par ailleurs que le mycélium, quoique progressant par voie chimique voit son plan inférieur coïncider avec le plan d'union de cette cuticule avec la couche cellulosique sous-jacente (*Fusicladium*).

Ce sont donc des raisons plutôt physiques que chimiques qui déterminent l'emplacement et même le mode de vie du thalle(1).

Cela est vrai non seulement pour la vie normale, mais aussi pour le mode de vie accidentel. Chez plusieurs types (*Venturia*, *Fusarium*) la progression mécanique se complique de progression chimique au-dessus des nervures, là où la membrane épidermique est notablement plus épaisse qu'ailleurs, là aussi où la cuticule également plus épaisse est par ce fait même plus difficile à soulever. Non seulement l'épaisseur de la couche cellulosique lui permet de se laisser entamer par le mycélium, mais la pression exercée sur lui par la lame cuticulaire l'invite à procéder à cette corrosion.

De même en face des piliers épidermiques verticaux, la situation du mycélium au fond des dépressions interépidermiques rendant son expansion latérale difficile, il est tout naturel de voir les filaments agir chimiquement sur le substratum cellulosique. Cette action est tantôt légère, tantôt étendue au point

(1) Il ne faut cependant pas méconnaître l'influence chimique du substratum. On sait combien les champignons sont sensibles quant à la composition du milieu nutritif et l'on conçoit dès lors que les mycéliums, — ceux du moins qui progressent par corrosion — se localisent dans les régions de la membrane qui leur conviennent le mieux comme aliment. (La question doit d'ailleurs être envisagée non seulement au point de vue de la nutrition considérée en elle-même, mais aussi au point de vue de la facilité d'attaque par les diastases)

Chez les types qui corrodent la cuticule, les substances colorables par le Schiff paraissent jouer le rôle prépondérant puisqu'avec la vie intracuticulaire (*Cycloconium*) les filaments plongent dans la région colorable, et qu'avec la vie subintracuticulaire (*Fusicladium dendriticum*) la corrosion tend à s'arrêter au niveau supérieur de cette même région.

On conçoit aussi que les qualités chimiques du substratum puissent jouer un rôle dans la situation du thalle progressant par voie mécanique, la facilité de clivage qui complique ce mode de progression étant liée à des différences de composition des strates. Mais cette influence chimique serait dès lors indirecte. Ce qui détermine la situation du thalle, c'est l'arrangement structural du substratum motivé par la localisation en des régions déterminées des divers corps chimiques qui entrent dans la constitution de la membrane épidermique.

d'en arriver à la constitution d'un deuxième plan mycélien (*Fusicladium Pruni*). Elle est même le prélude de la constitution du thalle profond partout où le mycélium comprend deux parties, une partie superficielle et une partie interne.

Quoiqu'il en soit, la nutrition du thalle subcuticulaire (sens lat.) se fait :

I. directement par osmose	{	les sucres nutritifs ayant à traverser la couche cellulosique seule (<i>Guignardia</i> 1) etc.	{ 1
		les sucres nutritifs ayant à traverser la couche cellulosique et une portion de la cuticule (<i>Myceloderma</i>)	{ 2
	{	mycélium complètement immergé à son intérieur (<i>Cycloconium</i>) <i>Cuticularia</i>	{ 3
II. par digestion préalable (2)	{	de la cuticule seule mycélium appuyant sur la couche cellulosique. <i>Fusicladium Pruni</i> , <i>tavelure</i> des fruits.)	{ 4
		de la cuticule et de la couche cellulosique (<i>Fusicladium</i> , accident.)	{ 5
	{	de la couche cellulosique seule <i>Fusarium</i> et <i>Venturia</i> , accident.)	{ 6

Ajoutons qu'avec la nutrition par digestion cuticulaire, il se produit une *décutinisation* préalable particulièrement saisissable sur les Prunes attaquées par le *Fusicladium Pruni* (3).

La disparition partielle de la cutine est corrélatrice d'une dimi-

(1) Nous admettons que le thalle est alimenté par les matériaux des cellules sous-jacentes.

(2) et aussi par osmose directe comme dans le cas précédent. Le simple examen de la fig. 1, pl. XXIII (Pomme) est assez convaincant. Il est évident que les cellules épidermiques et sous épidermiques interviennent pour une large part dans le développement de ces amas stromatiques.

(3) Ce phénomène doit être rapproché de celui que l'on observe dans le bois attaqué par des Basidiomycètes tels que *Polyporus annosus* et *Stereum frutulosum*. On sait que Hartig (*Die Zersetzungserch. d. Holzes...* 1878), sur la foi de la réaction violette du chlorure de zinc iodé tout autour des régions envahies par le mycélium conclut à une *délignification*.

Il est vrai que pour Czapek (*Zur Biot. d. Holzbew. Pilze* 1900) il n'y aura pas disparition de la lignine. Se basant sur l'action de la Phloroglucine chlorhydrique en même temps que sur les réactions de la cellulose, il conclut à la dissociation de son *celluloside* (éther résultant de la combinaison d'un aldéhyde, l'*Hadromat*, avec la cellulose). Il s'agirait dès lors d'une saponification produite par une enzyme (*Hadromase*), précédant l'action de la diastase digestive.

Il est possible que notre *décutinisation* corresponde à des phénomènes analogues. Il est difficile de se prononcer sans connaître la chimie de la cutine de la cutinisation.

Toujours est-il que lorsque la *décutinisation* peut être poussée assez loin (*F. Pruni*) les colorants des composés pectiques se fixent (ils ne réagissent pas auparavant). Or les recherches récentes de Geneau de Lamarlière* (qui à ce point de vue ne font que confirmer les observations de Mangin**) montrent que le substratum de la cutine est de nature pectique. Il se produirait dès lors une dissociation chimique de la même nature que la précédente,

* Voir Revue générale de Botanique 1906. n° 211, 213.

** Op. cit.

nution dans la proportion des substances colorables par le Schiff (voir *Cycloconium*, Tavelure des Pommes).

Lorsqu'il y a attaque de la couche cellulosique il y a de même modification de sa composition chimique. Cela est témoigné

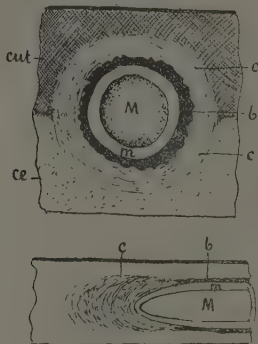


FIG. 32. — Action du mycélium sur la membrane (schéma synthétique — Coupe transversale et coupe axiale du sommet).

m, membrane du filament mycélien.

M, cavité.

b, zone brune périphérique.

c, zone de digestion colorable par le Bleu coton.

cut, portion cutinisée de la membrane épidermique.

ce, portion cellulosique.

par la fixation du Bleu coton par exemple qui ne teint pas les membranes saines (1). La même réaction peut d'ailleurs se constater dans les régions cutinisées (voir fig. 32).

Il n'est pas inutile de faire remarquer qu'au début du déve-

(1) Mangin* a observé des particularités analogues chez un certain nombre d'espèces déterminées s'attaquant aux jeunes plants de blé languides. L'épiderme des gaines foliaires se teint par le Bleu d'aniline tout autour des points de perforation du mycélium superficiel. Ces plages correspondraient à une gaine édifiée par la cellule vivante qui réagissait contre la pénétration et pourrait même l'empêcher.

Le *Septoria graminum* qui rampe à la surface lui aussi avant de pénétrer provoque également une pareille modification mais sur une aire infiniment plus réduite. La réaction serait presque nulle, ce qui assurerait la pénétration.

L'opinion de Mangin serait d'après cela inverse de la nôtre. La modification révélée par le Bleu correspondrait à une réaction défensive alors que nous y voyons plutôt une altération favorable à la progression du mycélium.

On sait que divers parasites, tels le *Botrytes cinerea* d'après Ravaz**, le *Coniothyrium diplodiella*, d'après Istvanffy***, provoquent le gonflement des membranes (alors jaunies par le chloro'odure de zinc d'après ce dernier) au moment de la pénétration. « Il semble », dit Ravaz, que le parasite, pour pénétrer plus facilement, sécrète une matière qui gonfle la cellulose et la rend moins résistante ». Nous nous rangeons plutôt à cette manière de voir.

* Sur le *Septoria graminum* in Bull. soc. mycol. 1899.

** Revue de Viticulture 1895.

*** Ann. Inst. Ampél. Hongrois 1900.

loppement, à l'extrémité du tube mycélien, il y a toujours digestion, que le mycélium soit destiné à progresser mécaniquement (série I du tableau précédent) ou chimiquement (série II).

Dans le premier cas, la corrosion est localisée à l'extrémité du tube mycélien, elle est continue dans le deuxième.

S'il est logique d'admettre que chez les types à progression mécanique, la digestion est simplement terminale puisqu'il y a ensuite soulèvement de la cuticule, ce qui témoigne d'une poussée centripète et conséquemment d'un grossissement du mycélium, on pourrait par contre admettre que chez les autres, le chemin résultant de la corrosion terminale est suffisant pour loger à tout instant le filament mycélien. La corrosion intercellulaire deviendrait alors inutile.

Remarquons en outre que, au moins dans certains cas, chez les types à mycélium coloré, il reste autour des tubes mycéliens une couronne de substance brune soluble dans l'eau de Javel. Cette matière interstitielle (*fig. 32*) doit à n'en pas douter être regardée comme un dépôt de produits de déchet.

E. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DU THALLE.

Les cellules épidermiques étant toujours plus ou moins convexes extérieurement, leur agencement doit être capable d'imprimer au thalle dans son ensemble une forme déterminée ; cela au moins lorsque les filaments mycéliens sont logés immédiatement au-dessous de la cuticule et progressent par voie mécanique.

Avec la progression chimique, lorsque surtout le mycélium à corrosion centrique est totalement inclus dans la cuticule, cette influence doit au contraire être très faible sinon nulle. Avec la corrosion cuticulaire latérale externe, il doit en être de même ; l'influence de l'architecture épidermique doit dans tous les cas être très atténuée.

L'observation des faits nous montre bien qu'il en est ainsi.

a) *Guignardia Bidwelli*. — L'exemple le plus net de l'influence morphologique de l'épiderme nous est fourni par ce parasite dont le mycélium arrive de très bonne heure à constituer un réseau à mailles correspondant exactement aux contours des cellules. Les filaments restent toujours logés dans les dépressions intercellulaires, habituellement simples, exceptionnellement groupés en étroits faisceaux. L'agrandissement de la masse thallienne à partir de la constitution définitive du réseau ne se fait que par le développement de filaments mycéliens cheminant entre les éléments du mésophylle.

Le développement de l'ensemble du thalle comprend deux phases : une *phase d'extension en surface* et une *phase d'extension en profondeur*, la première correspondant à l'incubation de la maladie, la deuxième à son *éclosion*.

La première phase peut à son tour se subdiviser en trois :

1° Une phase d'*exploration* à l'aide de filaments sinueux exactement logés dans les dépressions interépidermiques.

2° Une phase de *ramification* ; un rameau naissant latéralement en face de chaque nouvelle dépression .

3° Une phase de *prise de possession générale* aboutissant à la constitution d'un réseau continu par juxtaposition sans anastomose de ces divers rameaux.

Pour plus de simplicité, ces phases secondaires peuvent être réduites à deux : *phase d'exploration* et *phase de prise de possession*, comme l'indique le tableau suivant :

1. Phase d'incubation	{	1. — Phase d'exploration
(extension superficielle =		(inépépendance des filaments)
mycélium subcuticulaire	{	2. — Phase de prise de possession
		(formation du réseau)
II. Phase d'Eclosion (développement du mycélium interne.		

La forme individuelle des filaments mycéliens est elle-même liée à l'architecture épidermique ; elle est sous l'étroite dépendance de leur facilité d'évolution et de leur facilité de passage de la phase I à la phase II. Les filaments du début sont grêles, et sensiblement isodiamétriques ; les filaments du réseau sont finalement variqueux et beaucoup plus gros. Cela tient à leur situation dans le fond de la dépression qu'ils agrandissent à la fois verticalement et latéralement, à la fois chimiquement (1) et mécaniquement, en agissant à la façon de coin. La tendance à la pénétration verticale l'emporte finalement sur la tendance à l'expansion superficielle, mais cette dernière tendance n'en est pas moins manifeste, les hernies latérales qui font parfois place à des rameaux courant parallèlement aux filaments mères en sont une preuve.

b) *Stigmatæa Robertiani*. — La forme du thalle du *Stigmatæa Robertiani* est également subordonnée à la morphologie générale de l'épiderme.

Durant la première phase (*phase d'exploration*) qui peut se réduire au point de paraître nulle, les filaments mycéliens cheminent isolément dans les dépressions interépidermiques. Durant la deuxième (*phase de prise de possession*) des rameaux apparaissent nombreux sur les flancs des premiers filaments pour se développer parallèlement à eux. Il n'y a donc plus formation d'un véritable réseau, mais constitution de lames d'autant plus larges qu'on se rapproche d'avantage du point de pénétration qui est en même temps le point de fructification (formation du périthèce). Au fur et à mesure que la lame s'élargit, les nouvelles dépressions invitent les filaments mycéliens les derniers

(1) Il n'y a pas de corrosion visible, mais l'enfoncement correspond évidemment à une dissociation par attaque des pectates d'union.

formés à s'écarter de leur direction première pour se diriger latéralement suivant des courbes de niveau.

Les ramifications latérales du *Stigmatæa* correspondent donc aux varices du *Guignardia*.

Le réseau ne se développe plus nettement dans le *Stigmatæa* en raison sans doute des contours sinueux des éléments épidermiques, ce qui correspond à une plus faible attraction des rameaux latéraux. Là où il existe, le recouvrement des éléments épidermiques correspond au développement du mycélium profond chez le *Guignardia*.

c) *Venturia Circinans*. — Nous retrouvons le réseau mycélien chez le *Venturia*. Mais en plus de la *phase d'exploration* et de la *phase de prise de possession* notées chez le Black-Rot, nous avons en plus une *phase de remplissage* des mailles du réseau à l'aide de rameaux nés de ce réseau, rameaux d'autant plus irréguliers qu'ils s'éloignent davantage des courbes de niveau, qu'ils font avec les branches mères un angle se rapprochant d'avantage de l'angle droit.

La plus faible convexité des cellules épidermiques inférieures, les contours flexueux de ces mêmes cellules sont une cause de diminution dans la netteté du réseau de cette face.

Le thalle du *Guignardia* comprend une portion superficielle et une portion profonde ; les filaments superficiels s'enfoncent par leur ensemble dans l'épaisseur des cloisons épidermiques verticales avant que d'émettre des ramifications profondes. Chez le *Stigmatæa* la portion superficielle existe seule. Chez le *Venturia* il y a souvent, mais non toujours, une portion profonde ; cette dernière est accessoire ; elle est indispensable chez le *Guignardia*. La portion superficielle est d'autre part plus superficielle que la portion correspondante du *Guignardia*. C'est la raison d'être de la troisième phase que nous qualifierons de *phase de remplissage* ou de *recouvrement* (1), phase que nous pouvons considérer comme existant également chez le *Stigmatæa* au lieu et place de la phase de prise de possession, ou dans tous les cas intimement liée à elle.

c) *Cuticularia Ilcis*. — Les trois parasites précédents sont pourvus d'un thalle que nous pouvons qualifier d'*associé* ou *continu*, les filaments mycéliens s'ajoutant bout à bout de façon à constituer un réseau régulier et simple (*Guignardia*), ou un réseau à mailles finalement plus ou moins complètement remplis de filaments (*Venturia*), ou se ramifiant de façon à constituer des lames supraépidermiques plus ou moins indépendantes (*Stigmatæa*).

Avec le *Cuticularia* nous avons un deuxième type que par opposition nous pouvons qualifier de *dissocié* ou mieux de *diffus*

1. Nous pourrions lui donner le nom de *phase d'occupation générale du terrain*.

Les filaments mycéliens sont toujours lâchement et irrégulièrement distribués à la surface de l'épiderme.

L'évolution du thalle comprend néanmoins deux phases : 1° une *phase d'exploration* durant laquelle les filaments sont grêles, isodiamétriques, peu ramifiés ; 2° une *phase de prise de possession* durant laquelle ils s'irrégularisent tout en provoquant le clivage de la cuticule sur tout ou partie de la largeur de la cellule au-dessus de laquelle ils cheminent.

Au premier comme au deuxième stade, le parcours des filaments mycéliens est au moins en partie déterminé par l'arrangement des cellules épidermiques, mais tandis que dans les trois types précédents, le passage de l'une à l'autre phase était régulier, progressif, il s'accomplit d'une façon fort irrégulière dans le cas présent.

d) *Fusarium hordearium*. — Ce parasite appartient encore à un type différent.

Sauf de très rares exceptions les premiers filaments mycéliens manifestent une très grande tendance à cheminer isolément dans les dépressions interépidermiques ; à cette première phase d'*exploration* fait suite une phase de *prise de possession* caractérisée par le grand développement du mycélium et la constitution de véritables chapelets à l'aide des premiers filaments dont les cloisons deviennent finalement très rapprochées l'une de l'autre. Vient ensuite la phase de *recouvrement* à laquelle on aboutit grâce à la prolifération latérale des articles des chapelets : dédoublement ou simple prolifération par bourgeonnement. Il se constitue ainsi des lames ou plaques mycéliennes ou même des pelotes stromatiques suivant le sens, la localisation ou la généralisation de cette prolifération.

C'est de préférence au niveau des pelotes que se fait la pénétration verticale, pénétration qui n'est d'ailleurs, comme nous l'avons vu, nullement indispensable à la fructification.

e) *Marsonia Rosæ*. Chez le *Marsonia* l'agencement des cellules épidermiques n'influe pas sensiblement sur la morphologie du thalle superficiel (1).

La prise de possession par des filaments isolés est de très courte durée; dans la plupart des cas même, cette première phase reste indistincte, le parasite manifestant dès l'origine une tendance très prononcée à s'organiser en *pseudorhizomorphes*. A la fin l'association est complète, régulière, l'allongement des divers éléments du pseudorhizomorphe étant simultané. Au début cette simultanéité n'existe pas ; certains filaments s'allongent plus rapidement que les voisins ; ils s'individualisent. L'accroissement est alors surtout terminal ; il est plutôt intercalaire à la fin, l'expansion axiale étant alors dominée par l'expansion

(1) Il motive cependant la différenciation de palmettes dans les régions nerviennes, comme nous le verrons plus loin.

latérale conduisant au développement diamétral des cordons, au plus complet recouvrement du substratum.

Les pseudorhizomorphes dont on trouve quelquefois l'ébauche chez le *Guignardia* et le *Cuticularia* ne sont autre chose qu'un perfectionnement de la disposition notée chez le *Stigmatea*. Ils sont fréquemment accompagnés de *filaments chercheurs* que l'on peut rencontrer à tous les niveaux dans l'épaisseur de la membrane et même à l'intérieur des cellules épidermiques. Nous y reviendrons plus loin.

f) *Myceloderma cuticularis*. Le thalle adulte (1) se présente sous des formes variées :

- 1) Amas astériformes ou aranéiformes ;
- 2) Réseau noueux stromatisé ;
- 3) Lames de pseudoparenchyme à structure rayonnante.

Au premier abord, l'architecture épidermique ne retient pas sur la constitution de ces ensembles. L'étude attentive du développement permet néanmoins de distinguer entre les amas stromatiques des filaments sollicités dans leur marche par les dépressions intercellulaires. Leur allongement correspond à une *prise de possession* qui sera remplacée par une *phase de remplissage* correspondant à leur transformation en bras stromatisés. Les deux phases peuvent cependant se confondre, l'accroissement des masses stromatiques primitives pouvant être lent et progressif, se faire par développement de palmettes plus ou moins subordonnées elles aussi à la structure du substratum dont le clivage ne s'effectue pas avec la même facilité en tous les points.

g) *Fusicladium Pruni*. — Le *Fusicladium Pruni* est l'une des espèces qui nous présentent les particularités les plus intéressantes au point de vue de l'organisation du thalle.

Indépendant quant à son ensemble de l'architecture épidermique, sa forme devient plus tard subordonnée à l'agencement des éléments du substratum.

Ce thalle comprend en effet une *portion horizontale* développée au-dessus du niveau général de la couche cellulosique de la membrane épidermique et une *portion enfoncée* à une faible profondeur dans l'épaisseur des cloisons épidermiques verticales.

En général, le développement de la première partie comprend :

- 1° Une *prise de possession* à l'aide de filaments mycéliens évoluant en arbres.
- 2° Une phase de *recouvrement terminal* avec cheminement quasi parallèle des branches de la cime.

(1) Nous n'envisageons ici que le thalle développé au cours de la première phase de vie parasitaire. Ce thalle envisagé dans son allure générale peut être qualifié de *arbus*.

3° Une *phase de remplissage* des vides laissés par les filaments porteurs des arborisations.

Ce développement est donc à la fois terminal et intercalaire.

Le développement de la deuxième portion comprend à son tour deux stades : un premier stade de *pénétration verticale* aux angles de convergence des cellules épidermiques et un deuxième stade de *constitution d'un réseau* irrégulier par enserrement des cellules épidermiques.

C'est on le voit une marche inverse de ce que nous avons constaté chez le *Guignardia Bidwelli*. Le réseau est ici profond au lieu de superficiel qu'il était dans le Black-Rot.

h) Cycloconium xyleoginum. — Il se présente sous trois facies :

- 1) Lame circulaire à symétrie rayonnante, sur le limbe supérieur (facies de beaucoup le plus fréquent) ;
- 2) Lames irrégulières constituées par des filaments non orientés par eux-mêmes (limbe inférieur) ;
- 3) Lames formées de filaments à parcours parallèle (nervures surtout du côté inférieur).

Sauf dans la région nervienne, l'ensemble du thalle ne paraît pas subordonné dans sa forme et sa constitution à l'architecture de l'épiderme. Comme dans l'espèce précédente, il y a néanmoins tendance à la constitution d'un réseau inférieur exactement moulé sur les cellules épidermiques.

Les deux phases de prise de possession et de recouvrement notées ailleurs se retrouvent ici ; c'est au cours de la deuxième phase que s'effectue l'essai de réseau sous-jacent.

i) Fusicladium pyrinum et dendriticum. — Contrairement aux espèces précédentes (1) qui ne s'attaquent qu'à un organe (feuille ou fruit) et qui vivent par suite dans un milieu toujours le même, les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* s'attaquent à des organes variés (feuille, fruit, tige) ; ils vivent dans des milieux divers quoiqu'apparentés. Cette diversité du milieu influe sur la morphologie du thalle. Nous avons d'ailleurs vu plus haut que ces deux espèces étaient subcuticulaires dans la feuille subintracuticulaires au contraire dans la tige et plus nettement encore dans le fruit, la progression étant conséquemment surtout mécanique dans le premier cas, surtout chimique dans le second.

Dans ce dernier cas, le thalle superficiel se rapproche de celui du *Cycloconium xyleoginum*.

Dans le premier cas, au contraire, il se rapproche de celui du *Marsonia* en ce qui concerne le *Fusicladium dendriticum*, de celui du *Venturia* en ce qui touche le *Fusicladium pyrinum*.

Le thalle du *Fusicladium pyrinum* est sous la dépendance de l'architecture épidermique : il tend à se développer en réseau.

Celui du *Fusicladium dendriticum* au contraire tend plutôt

(1) *Guignardia* excepté.

à constituer des *pseudorhizomorphes* ; il est donc bien moins lié à l'architecture du substratum. Avec le temps cependant cette influence physique devient nette ; elle aboutit à la formation de lames de recouvrement des cellules épidermiques. Cette particularité morphologique est moins nette chez le *Fusicladium pyrinum* qui tend à s'organiser en réseau dès le début, ou dans tous les cas de très bonne heure, car ici encore nous avons deux phases, une *phase de recouvrement* par le réseau précédée d'une *phase de prise de possession* par des filaments mycéliens s'orientant plus tôt en direction rayonnante.

Les pseudorhizomorphes du *Fusicladium dendriticum* correspondent à la première de ces phases (1).

Nous pouvons synthétiser les particularités morphologiques essentielles que nous venons de signaler par le tableau suivant :

ÉNUMÉRATION DES ESPÈCES					Conformation générale du thalle	
Désign. des phases	I et II	II et III	I, II III			
I. Exploration	<i>Cuticularia</i>				filam. n. orientés	Imparf. soum. à infl. de l'épiderme
II. Prise de possession	<i>Marsonia</i>	<i>Myceloderma</i>			amas strom. ir.	indépendant de l'architecture épidermique
		<i>Cycloconium</i> (1).....			pseudorizom.	
		<i>Fus. Pruni</i> (2).....			lame à homog. sy. ray. hétér.	
		<i>Fus. pyrin.</i> fru.....			lames ir. strom.	
	<i>Guignardia</i>	<i>Fus. dendr.</i>				dépendant de l'architecture épidermique
		<i>Fus. pyrin.</i> feui.....			<i>Venturia</i> réseau simple comp.	
III. Rempl. ou Recouvr.		<i>Fus. dendr.</i>			allure réticulée	Cord. p. palm. 3)
					bras flexueux	
					<i>Stigmalea</i> chapelets	
					<i>Fusarium</i>	

th. touj. visiblement continu

(1) Il n'est question que du thalle développé sur limbe supérieur, de beaucoup le plus fréquent.

(2) Nous n'envisageons que l'ensemble du thalle ; on sait qu'il peut se développer un réseau inférieur moulé sur les cellules épidermiques.

(3) On sait que l'influence morphologique du substratum ne se fait nettement sentir que sur les palmettes de recouvrement des cellules épidermiques.

Comme nous le disions au début de ce chapitre, on pourrait s'attendre à ce que les types subcuticulaires qui progressent surtout par voie mécanique aient un thalle à forme déterminée par l'arrangement de l'épiderme, à ce que par contre le thalle des types subintracuticulaires ou tout au moins des intracuticulaires soit indépendant de l'architecture du substratum.

Et de fait le *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* des fruits, le *Fusicladium Pruni*, le *Cycloconium xleoginum*, cheminent bien indépendamment de l'architecture épidermique. Mais le *Marsonia Rosæ* prend place dans la même section ; il est cepen-

(1) Nous n'envisageons que l'allure générale et caractéristique du thalle, laissant de côté les différences notées (chap. IX, §3) quant à la situation supérieure ou inférieure.

dant subcuticulaire. Par contre le parcours et l'extension des filaments mycéliens du *Myceloderma cuticularis* quoique s'accomplissant dans l'épaisseur de la portion cutinisée de la membrane sont au moins partiellement subordonnés à l'agencement des cellules épidermiques.

Cela tient à ce que les filaments du *Myceloderma*, malgré leur situation intracuticulaire ne progressent pas uniquement par voie chimique, qu'en même temps qu'ils corrodent la membrane cutinisée, ils provoquent le clivage de la cuticule.

Chez le *Marsonia Rosæ* au contraire, la difficulté de décollement de la cuticule invite les ramifications mycéliennes à profiter du chemin parcouru par les filaments mères, d'où la constitution de ces pseudorhizomorphes de longueur variable qui se constituent indépendamment des formes cellulaires. Le même fait se passe et pour les mêmes causes chez le *Fusicladium dendriticum* sur feuilles.

Chez les types qui progressent par voie chimique, qu'il s'agisse d'intracuticulaires (*Cycloconium*) ou de subcuticulaires (*Fusicladium pruni*) l'épaisseur des membranes en face des cloisons verticales peut être telle qu'au dessous du thalle général à recouvrement complet, un deuxième plan mycélien en arrive à se constituer par place; son allure sera dès lors réticulée.

Ce sont donc des raisons plutôt physiques qui déterminent la forme du thalle.

Nous avons supposé jusqu'ici que l'épiderme était régulier, que conséquemment les cellules en étaient, suivant les cas, disposées en séries rayonnantes ou allongées dans le même sens que l'organe. Le thalle devrait être alors ellipsoïde (*Fusarium* parasite de graminée) ou régulièrement circulaire (partout ailleurs). Cela est bien vrai quant à l'ensemble, mais il y a à tenir compte des nervures diversement orientées et au dessus desquelles l'épiderme voit ses cellules s'orienter en conséquence. De plus, dans ces régions la membrane épidermique dans son ensemble est plus épaisse et la cuticule y est également d'une plus grande épaisseur. La convexité des cellules y est plus grande; l'épiderme tend à devenir collenchymateux. Là où le mycélium progresse par décollement de la cuticule, ce décollement doit être plus difficile dans ces régions et cela pour deux raisons. plus grande épaisseur de l'obstacle, changement de direction du chemin.

C'est là la raison déterminante des palmettés et amas coralloïdes qu'on rencontre si nettement développés chez *Fusicladium pyrinum*, *Venturia circinans*, *Marsonia Rosæ*. Il s'agit là de facies qui correspondent à un ralentissement dans l'évolution longitudinale.

Chez les types progressant par corrosion et fondamentalement indépendants de l'arrangement de l'épiderme, le thalle supranervien peut, pour les mêmes raisons, devenir nettement subordonné dans sa forme à l'architecture du substratum (*Cyclonium* sur face inférieure). Pour les mêmes raisons encore, il peut être difficile au thalle supranervien de s'étendre au dessus de l'épiderme normal (même ex.).

Dans ces mêmes régions nerviennes, la difficulté de décollement de la cuticule est une cause de changement dans le mode de vie, nous l'avons déjà vu. La progression mécanique se complique d'une corrosion de la portion sous-jacente de la membrane. C'est ce que l'on voit nettement chez *Fusarium*, *Venturia*, *Fusicladium pyrinum* sur fruit.

La constitution de plusieurs assises thalliennes, la différenciation d'amas stromatiques sont provoquées au moins en partie par la même cause.

L'origine de ces facies étant admise, il n'y a pas lieu de rechercher ailleurs la cause de pareilles productions qui apparaissent de temps à autre au dessus de l'épiderme normal (*Myceloderma cuticularis*, *Venturia circinans*, etc..) ; elles correspondent toujours à des difficultés d'extension superficielle.

Les stomates sont également une cause d'irrégularité, d'arrêt ou tout au moins de retard dans le développement en surface, de production de digitations, palmettes ou même amas stromatiques. C'est ce que l'on voit nettement chez *Venturia Circinans*, *Fusarium Hordearium*, *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum*.

La même cause qui gêne l'extension en surface favorise par contre-coup la pénétration verticale. Cette pénétration s'effectue de préférence sur le pourtour des stomates ou au-dessous des amas stromatiques. Suivant la facilité avec laquelle s'en détacheront des filaments mycéliens, suivant la pression exercée par l'obstacle cuticulaire, suivant aussi la puissance intrinsèque de corrosion des membranes, cette pénétration se fera par développement de rameaux mycéliens isolés s'engageant rapidement dans le mésophylle (*Fusarium*) ou ne dépassant que difficilement le niveau de l'épiderme (*Marsonia*), par descente de palmettes verticales (*Venturia*), par corrosion étendue (*Fusicladium pyrinum* sur fruits).

L'influence physique du substratum peut même se faire sentir jusque sur les fructifications.

Chez les *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* par exemple, les fructifications deviennent associées en paquets au-dessus d'amas stromatiques sur le fruit, la tige, le pétiole et même les grosses nervures. Sur les feuilles, dans les régions internerviennes au contraire, ces mêmes fructifications tendent au contraire à s'isoler ou tout au moins à se réunir par très petits groupes.

Ces groupes sont plus volumineux chez le *Fusicladium dendriticum* que chez le *Fusicladium pyrinum*, ce qui est bien en relation avec les différences dans le développement du thalle végétatif qui s'agglomère en cordons pseudorhizomorphiques dans la première espèce et constitue au contraire un réseau relativement léger dans la deuxième.

La difficulté de soulèvement de la cuticule dans le fruit que nous avons vu être la cause de la constitution des amas stromatiques est en même temps la cause du rassemblement des conidiophores. La meilleure preuve c'est que de temps à autre, sur les mêmes fruits, ces mêmes conidiophores s'isolent par corrosion locale de la lamelle cuticulaire comme dans le *Cycloconium æleoginum*. Chez cette espèce d'ailleurs, il peut y avoir, au niveau des nervures, formation, d'amas localisés de pseudo-parenchyme capables de crever la cuticule.

Ailleurs au contraire, chez le *Marsonia Rosæ*, les conidiophores restent constamment groupés, plus nettement encore que dans les Tavelures des feuilles. Ce groupement est bien en relation avec le groupement des filaments mycéliens.

Nous avons peu de chose à dire au sujet du mycélium profond.

Ce mycélium est toujours fondamentalement intercellulaire. Exceptionnellement et par accident, le mycélium subcuticulaire (sens lat.) peut arriver à l'intérieur de l'épiderme chez *Marsonia Rosæ*, *Venturia Circinans*, *Fusarium hordearium* et *Fusicladium pyrinum* sur fruit.

Partout, la pénétration s'effectue de préférence aux angles de réunion des cellules épidermiques. Lorsqu'il y a formation d'amas stromatiques, la pénétration s'effectue de préférence dans ces régions ; les cloisons épidermiques verticales peuvent alors être intéressées dans toute leur étendue.

Le mycélium intraépidermique peut résulter :

1° D'une perforation verticale du plancher épidermique à l'aide de filaments isolés.

2° D'une perforation latérale (*Marsonia*) ou d'une rupture mécanique de la membrane verticale au sein de laquelle cheminent des filaments issus du mycélium superficiel.

3° D'une rupture après amincissement progressif du plancher épidermique externe (*Fusarium hordearium*, *Fusicladium pyrinum* sur fruit).

Lorsqu'il y a perforation simple, le travail chimique se réduit à son minimum, ce qui motive l'apparition d'étranglements très accentués chez le *Marsonia*.

Lorsque la pénétration se fait mécaniquement, elle se fait à l'aide de filaments associés en lames ou pelotes.

Le mycélium devenu accidentellement intracellulaire éprouve toujours une grande tendance à retourner à la vie normale inter-

cellulaire. La difficulté de retour motive la constitution de pelotes ou de nombreuses dilatactions et digitations intracellulaires.

Le mycélium intercellulaire progresse nécessairement par voie chimique et mécanique. Les obstacles naturels qu'il rencontre dans sa marche (faisceaux nerveux) motivent la formation de pelotes mycéliennes ou même d'amas de pseudoparenchyme (*Fusarium*). A part ces obstacles, son développement se poursuit dans une direction non déterminée à l'avance, sauf dans les Pommes et les Poires Tavelées.

Dans ces deux derniers cas, dans le premier surtout, le thalle interne se décompose en strates d'épaisseur variable et variablement distancées. Cette disposition est liée à la façon dont s'effectue la réaction de la part de l'organe parasité.

F. — ACTION DU PARASITE SUR LES TISSUS DE L'HÔTE ET RÉACTION PROTECTRICE.

Dans beaucoup de cas, le mycélium subcuticulaire (sens lat.) ne produit pas d'autre action sur les tissus de l'hôte que la dessiccation des éléments superficiels.

Cette dessiccation est d'ailleurs moins un effet direct du parasitisme que le résultat de la rupture ou de la simple dislocation de la cuirasse cuticulaire.

On observe néanmoins chez certains types une action excitante. Déjà visible chez le *Guignardia* et même le *Venturia*, cette excitation présente son maximum de netteté chez les *Fusicladium dendriticum* et *pyrinum*. Localisée ou presque à l'épiderme dans le cas de parasitisme du *Guignardia* et du *Venturia*, à la première palissade dans la feuille d'olivier envahie par le *Cyctosonium*, elle peut s'étendre beaucoup en profondeur dans la feuille, le fruit et même la tige du Poirier et du Pommier attaqués par les *Fusicladium dendriticum* ou *pyrinum*.

Cette excitation peut se manifester morphologiquement par la production d'anthocyane (*Guignardia Bidwelli*, *Fusicladium dendriticum*, *Venturia Circinans*) ou la plus grande persistance de la chlorophylle (*Fusicladium dendriticum*, *Venturia Circinans*).

Au point de vue morphologique et physiologique, il est à noter la tendance à l'effacement des méats que l'on constate avec le maximum de netteté dans les feuilles de Poirier attaquées sur leur page inférieure par le *Fusicladium pyrinum*.

Cette diminution du volume des méats qui restreint la facilité de déperdition de l'eau des tissus vient partiellement contrebalancer l'effet résultant de la rupture de la cuirasse cuticulaire. C'est un phénomène biologique du même ordre que la formation d'un liège de défense.

La constitution d'un liège de protection avec ou sans cloison-

nement préalable n'est que la conséquence indirecte du parasitisme.

Le véritable excitant *phellagogue* (1) n'est autre chose que la transpiration portée au delà de ses limites normales.

On ne peut cependant pas dire comme Massart : « Ni les parasites phanérogames, ni les champignons, ni les animaux ne provoquent de la part de leur hôte la moindre action défensive ». loc. cit. p. 20).

Si nous refusons à admettre que la digue subéreuse est produite par excitation parasitaire, nous n'en admettons évidemment pas moins que la cause réside dans la présence même du parasite. Elle est la conséquence d'une exagération du phénomène transpiratoire, mais cette exagération est elle-même la conséquence d'une rupture plus ou moins complète de la digue normale (cuticule ou liège). Bien souvent (dans la plupart des cas étudiés) la lame subéreuse réactionnelle (nous pourrions dire cicatricielle) n'est pas défensive vis à vis de la marche du parasite, puisque par exemple dans la Pomme le raccord avec la cuticule ne se produit pas assez tôt, mais elle le devient lorsque ce raccord peut se faire en avant du thalle (Tavelure de tiges). L'organe se défend bien alors à la fois contre la transpiration et contre le parasite.

Le liège est souvent mixte ; les membranes superficielles sont fréquemment lignifiées en même temps que subérifiées. Même lorsque le liège est parfaitement différencié au point de vue morphologique comme au point de vue chimique, il est souvent précédé d'une lignification plus ou moins profonde des éléments les plus superficiels. Cette lignification, en tempérant la transpiration qui tend à s'exagérer, permet aux éléments sous-jacents de différencier le méristème subéreux. Au dessous des éléments lignifiés peuvent d'ailleurs se trouver des éléments subérifiés sans réaction morphologique : ils sont en même temps lignifiés.

La lignification débute par la lamelle moyenne (2) et se poursuit en direction centripète (3) ; elle précède la subérification qui débute sur le pourtour cellulaire externe et se poursuit en direction centrifuge.

Il n'y a donc pas de différence essentielle entre le phénomène de cicatrisation des blessures et la réaction provoquée par l'attaque des champignons. Les mêmes causes (exagération du

(1) Expression créée par Massart. in *La cicatrisation chez les végétaux* (Mem. couronne, Ac. sc. de Belgique).

(2) Nous nous servons de ce terme dans le sens large de Negeli et non dans celui plus étroit de Dippel. Il s'agit des deux couches moyenne et primaire normalement pectiques. . . .

(3) Elle peut cependant, fait rare il est vrai (Prune) débiter à la limite de la couche secondaire et de la couche tertiaire.

phénomène transpiratoire) conduisent au même résultat (imper-méabilisation plus ou moins complète assurant le rétablissement de l'équilibre).

Tison, le premier (1), a montré que dans la cicatrisation des plaies produites par la chute des feuilles, une *ligno-subérisation* précédait toujours la formation du liège cicatriciel.

Dans le cas qui nous occupe, le phénomène est ou plus compliqué (la ligno-subérisation étant précédée par une lignification simple), ou moins compliqué, la subérisation simple pouvant remplacer les deux phases de lignification et ligno-subérisation antérieures à la différenciation du liège, ou la deuxième seulement.

Lorsque le mycélium progresse par corrosion latérale externe, la couche cellulosique sous-jacente peut, lorsque du moins elle est suffisamment épaisse (*Fusicladium Pruni* et *Marsonia Rosæ*)

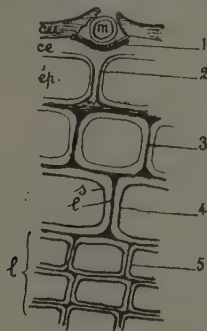


FIG. 33. — Schéma synthétique de la réaction défensive. *m*, mycélium. *cu*, cuticule. *ce*, couche cellulosique de la membrane épidermique. 1, cutinisation au-dessous du mycélium. 2, lignification de l'épiderme ép. 3, lignification (lamelle moyenne) de l'assise sous-épidermique. 4, lignification *l* et subérisation *s* sans cloisonnement. 5, liège *l* lignifié (lamelle moyenne) et subérifié (à l'intérieur).

réagir par cutinisation. De même lorsque le mycélium chemine au sein de la cuticule, il peut se faire que la portion inférieure au mycélium s'imprègne de lignine (*Myceloderma cuticularis*, *Cyloconium xleoginum*). Avec la corrosion et la dislocation des couches cutinisées, il peut y avoir aussi lignification de la couche cellulosique de l'épiderme cette lignification pouvant être généralisée (Pomme) ou localisée à la périphérie de la pellicule limitante (Prune).

Cutinisation (2) et lignification de la membrane épidermique constituent dans ces divers cas les premiers essais de réaction.

(1) Op. cit.

2) ou subérification. Nous n'avons pas de réactifs colorants permettant de distinguer la cutine de la subérine.

CONCLUSIONS

Rapprochant les faits que nous venons d'exposer des faits déjà connus, les champignons parasites considérés au point de vue spécial de la situation de leur thalle peuvent se classer de la façon suivante :

- I. *Parasites superficiels* (Ectophytes (1))
- II. — *subcuticulaires* (sens lat. voir p. 252)
- III. — *profonds* (Entophytes.)
- IV. — *mixtes*
 - a) subcuticulaires, puis profonds
 - b) ectophytes, puis subcuticulaires
 - c) ectophytes puis profonds (2)

Le mode de vie subcuticulaire ne peut plus être considéré comme l'apanage d'un groupe. Les types subcuticulaires ou subcuticulaires mixtes (a) que l'on considérerait comme l'exception nous paraissent devoir être nombreux. Le développement total ou

(1) Ainsi que nous le disions au début de ce travail, nous comprenons sous cette dénomination d'Ectophytes les Erysiphées qui ont cependant des suçoirs intraépidermiques, pour les distinguer des *Pseudoparasites*, seuls franchement superficiels (*Fumaginae*).

Cette distinction qui est d'ailleurs classique depuis Hartig n'est cependant pas générale. Nous nous proposons de revenir prochainement sur cette question des Ectophytes vrais ou pseudoparasites dont certains au moins constituent manifestement un terme de passage aux entophytes. Considérés comme franchement et exclusivement superficiels, ils peuvent de temps à autre développer du mycélium à l'intérieur de cellules de la plante support, cellules spécialisées et mortes ou mourantes, il est vrai (poils protecteurs). C'est le cas d'une *Fumagine* du Pommier (*Meliola* sp.)⁴

On sait d'autre part, d'après les recherches de Salmon²², que le mycélium de certaines Erysiphées (*Phyllactinia corylean*) peut pénétrer par les stomates et envoyer des ramifications dans le parenchyme lacuneux, ramifications qui émettront des suçoirs dans les cellules voisines, tout comme le mycélium superficiel (« ...special hypha of the mycelium passing through a stoma in the intercellular spaces, and sending a haustorium into a cell of the spongy parenchyma », loc. cit. expl. fig. 163, pl. 8).

Pseudoparasites et parasites ectophytes ou entophytes ne constituent donc pas des groupements aussi fermés qu'on ne le croit généralement.

(2) On serait tenté de ranger ces deux dernières catégories b et c sous la rubrique commune d'*Hémi-parasites*, la phase ectophytique étant considérée comme une phase de vie saprophytique. Mais comme chez certains d'entre eux (*Acanthostigma parasiticum* et *Herpotricha nigra* par exemple — Hartig.), le thalle superficiel corrode profondément la membrane épidermique (il n'y a dès lors qu'une différence de détail d'avec les Erysiphées, si les suçoirs de cette dernière ne plongent pas réellement dans la cavité cellulaire) nous préférons l'expression de *Parasites mixtes*, uniquement basée sur la situation, sans rien préjuger du mode d'action.

Voir V. Ducomet, *Fumagine et Tavelure*, in *Revue bretonne de Botanique* 1906 n° 1.
²² A monograph of the Erisiphace, in *Bull. Torrey Botanical Club* 1902.

partiel au dessous de la cuticule ou à son intérieur s'observe chez des *Exoascées*, des *Sphériacées*, des *Mélanconiées*, des *Hyphomycètes*.

Parmi les types mixtes, il en est chez lesquels la vie entophytique est nécessaire ; elle est facultative ou accidentelle chez d'autres.

De toutes les espèces étudiées une seule (*Myceloderma cuticularis*) s'est montrée capable de passer de la vie ectophytique à la vie entophytique. Le passage à la situation subcuticulaire est une nécessité ; la pénétration s'arrête d'ailleurs bien souvent à ce niveau.

Des différences de milieu peuvent entraîner des différences dans le mode de vie.

Certaines espèces nettement subcuticulaires dans un organe (feuille) deviennent profondes dans d'autres (fruit). Exemple : *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum*.

Le mycélium profond est toujours intercellulaire.

Il résulte nettement de nos observations que le milieu dans lequel évolue le thalle est capable, de par son arrangement architectural, d'imprimer à ce thalle des caractères morphologiques déterminés.

L'évolution du thalle peut, schématiquement, se scinder en 3 phases : *exploration*, *prise de possession* et *occupation générale* (1), passant progressivement de l'une à l'autre.

La difficulté de progression du mycélium est une cause d'irrégularité, de groupement et même d'hypertrophie des filaments. Elle peut conduire à plusieurs facies que les auteurs classiques regardent à tort comme la simple résultante d'une nutrition surabondante (*association en lames ou cordons*, *palmellisation*, *corallisation*, *stromatisation*).

Si dans certains cas une particulière richesse du substratum en principes nutritifs suffit à les déterminer, la production de ces facies nous paraît être avant tout, dans les cas étudiés, la résultante d'une influence physique du milieu.

La difficulté de progression du thalle peut aussi en amener l'avortement précoce, (*Venturia*, *Fusarium*, *Guignardia*).

L'influence déterminante du groupement végétatif peut se répercuter sur l'appareil fructifère. Chez les *Hyphomycètes*, la forme conidigène libre peut faire place à la forme agrégée, avec stroma basal. terme de passage aux *Mélanconiées*.

La situation d'assiette du thalle est la conséquence de variations dans la composition chimique des strates de la membrane épidermique. Chez la plupart des espèces étudiées, la situation normale est la situation sous-cuticulaire (l'expression de cuti-

1 Dans l'étude analytique, nous avons plutôt employé l'expression de phase de remplissage ou de recouvrement pour bien marquer qu'elle répondait à un comblement des vides laissés par les premiers filaments.

cule étant prise dans son sens large : ensemble de la portion cutinisée).

Le mycélium agit sur le substratum à la fois chimiquement et mécaniquement, l'un ou l'autre de ces modes de progression pouvant prédominer au point de paraître exclusif.

Des différences de milieu, purement physiques, peuvent entraîner des différences dans le mode de progression d'une espèce donnée : progression mécanique, par décollement de la cuticule, lorsque cette cuticule est mince, progression chimique ou par corrosion lorsqu'elle est épaisse. (Ex. *Fusicladium pyrinum* et *dendriticum* ; comparer feuille et fruit).

Avec les deux modes de progression, mais surtout avec la progression mécanique, les filaments mycéliens profitent des particularités structurales de la membrane au sein de laquelle ils évoluent. C'est avec cette progression mécanique que les trois phases d'évolution sont le plus faciles à saisir. Néanmoins, même avec la progression chimique, l'extension superficielle du thalle n'est pas nécessairement régulièrement progressive. Par rapport à la surface du terrain intéressé, on peut dire que l'accroissement est surtout terminal ou radiaire au début, plutôt intercalaire ou tangentiel à la fin.

L'action chimique s'exerce soit uniquement sur la cuticule, soit uniquement sur la portion cellulosique de la membrane, soit sur les deux. En ce qui concerne la cuticule, les composés aldéhydiques (?) adjoints à la cutine paraissent jouer un rôle important dans la vie de divers parasites (*Cycloconium*, *Fusicladium*). Ces mêmes substances (ou des substances colorables par le même réactif de Schiff) peuvent se retrouver dans le contenu cellulaire des filaments mycéliens (*Fusicladium pyrinum* et *dendriticum*).

Le travail chimique exercé par le mycélium n'est habituellement pas une simple action de contact ; elle est visible à une distance plus ou moins considérable des filaments ; il correspond à une modification du substratum mise en évidence par la fixation de réactifs ne colorant pas les membranes saines (Bleu coton) ou la non fixation de ceux qui les teignaient avant l'attaque (soudan). La coloration par les réactifs des substances pectiques montre alors que la *décutinisation correspond à une dissociation de l'ensemble cutino-pectique* dont est fondamentalement constitué la cuticule.

La digestion est rarement complète ; il peut rester autour des filaments une gaine de produit de déchet.

Malgré sa situation subcuticulaire, le mycélium parasite est parfois capable d'exciter les cellules de l'hôte au point d'en provoquer l'hypertrophie. Le fait est particulièrement net dans la Tavelure du Pommier et le Black-Rot de la vigne.

L'excitation peut correspondre à une augmentation de la

durée de la vie, par persistance de la chlorophylle (*Fusicladium dendriticum*).

La mort trop brusque des régions malades conduit à la persistance de l'amidon (Black-Rot. Tavelures).

La lente dessiccation du pourtour des plages envahies peut conduire à une production d'anthocyane. La pigmentation paraît résulter de la non utilisation de la totalité des hydrates de carbone attirés dans la région parasitée.

Dans beaucoup de cas, la mortification cellulaire s'effectue suivant un processus qui donne au contenu en voie de dégénérescence tous les aspects décrits par les auteurs (Viala Roze, Debray) comme se rapportant au *Pseudocommis* (*Plasmodiophora*) *vitis*. La réaction défensive ou mieux protectrice (souvent nulle. *Stigmatea*, *Venturia*, etc) est une réaction indirecte. Cette réaction n'est pas autre chose qu'une cicatrisation comparable à la cicatrisation des lésions traumatiques.

L'excitation cicatricielle est déterminée par la dessiccation des éléments superficiels.

Si nous essayons de faire la synthèse des phénomènes cicatriciels nous observons la succession suivante :

- | | | |
|--|---|---|
| I. dans la membrane épidermique libre | { portion cutinisée
{ portion cellulosique | 1) lignification (pomme, olivier)
2) cutinisation (prune)
3) lignification (pomme) |
| II. dans les parties profondes (de dehors en dedans) | {
{
{
{
{ | 4) lignification
5) lignosubérisation
6) formation de liège habituellement lignosubérisé
7) parfois lignification sous liègeuse (essai de rafraichissement du tissu cicatriciel (Pommier)) |

De même que des éléments normalement cellulosiques peuvent s'incruster de lignine, d'autres normalement lignifiés (fibres péridermiques d'olivier. Epidermes de chêne-liège) peuvent le devenir d'avantage.

Au-dessous du liège une certaine sclérification peut apparaître dans des régions où elle fait normalement défaut (Pommier, fruit et tige). La sclérose peut de même augmenter dans des régions où elle existe déjà (Poire).

Nous dirons qu'il peut y avoir *sclérose* (Pomme) et *hypersclérose* (Poire) comme il y a *lignification* et *superlignification*.

En dehors de ces faits généraux, nous avons mis en évidence les faits suivants :

Des organes de dissémination (spores ou kystes) *peuvent se développer à l'intérieur des tissus* (*Fusarium hordearium*).

Des conidiophores que l'on s'accorde à regarder comme unispores, à croissance limitée, peuvent devenir polyspores, à croissance indéterminée (*Fusicladium dendriticum*).

L'évolution des conidiophores des deux espèces, *Fusicladium*

pyrinum et *dendriticum* n'est pas nécessairement continue, elle peut s'accomplir par poussées successives alternant avec des périodes d'enkystement.

Ces mêmes conidiophores peuvent faire retour à l'état végétatif.

Le processus de régression et de réveil sporigène peut être comparé à une germination de spore. La portion externe, cutinisée de la membrane ne concourt pas à l'allongement.

Au point de vue de l'anatomie générale, nos recherches nous ont conduit aux résultats suivants :

Conformément aux observations déjà anciennes de Lemaire (1) et à celles plus récentes de Gêneau de Lamarlière (2), la membrane épidermique peut être lignifiée en même temps que cutinisée.

Conformément aussi aux observations de Mangin (3) et Gêneau de Lamardière (4) le substratum de la cutine nous paraît être de nature pectique.

La cutinisation ne masque pas nécessairement le substratum pectique, comme l'admet Mangin.

La lignification peut se produire dans la membrane épidermique interne et même dans le collenchyme nervien (chêne-liège).

La cuticule ne forme pas nécessairement un simple revêtement superficiel, elle peut s'étendre jusqu'à l'assise sous-épidermique (Pomme, Olivier) et même plus profondément (Poire).

De même que la lignine peut se superposer à la cutine (membrane épidermique normale ou réagissante) la subérisation peut se produire sur des membranes lignifiées, (cellules scléreuses des Poires).

Conformément aux observations de Baranetzki (5) faites sur des tissus sains, la lignification réactionnelle de cellules morphologiquement différenciées (fibres) peut se répercuter sur les éléments parenchymateux voisins (olivier).

Conformément aux analyses de Kugler et Gilson (6) d'une part, Frémy et Urbain (7) d'autre part, la subérine et la cutine nous apparaissent comme des substances de la nature des graisses.

La subérisation s'effectue par simple apposition interne ; le phénomène débute par une dégénérescence grasseuse du contenu cellulaire (Poire).

Quant à la lignification, elle peut débiter entre couche secondaire et couche tertiaire, mais la plupart du temps elle commence à apparaître dans la lame moyenne, pectique. Comme

(1) De la lignification de quelques membranes épidermiques (Ann. sc. nat. 6^e série, t. XIV.)

(2) Revue générale de Bot. 1906.

(3) Op. cit. p. 41.

(4) (5) (6) (7) Op. cit.

les composés pectiques, la lignine manifeste une tendance très accentuée à s'accumuler vers l'extérieur dans les régions méatiques. Le dépôt en est alors homogène ou irrégulier (protubérances qui peuvent se développer au point d'obstruer le méat).

Il est donc possible que les composés pectiques jouent dans la lignification le même rôle que dans la cutinisation ou un rôle analogue.

De la lamelle moyenne, la lignification gagne progressivement le restant de la membrane,

Si la subérisation se produit en direction centrifuge, la marche de la lignification est plutôt centripète.

Elle peut cependant être mixte, par exemple dans les fibres de l'olivier (début du côté interne, puis modification particulièrement intense de la zone périphérique d'union (1)).

Exceptionnellement d'ailleurs, *la lignine peut former un revêtement interne peu adhérent comme la subérine* (parenchyme extrapéridesmique de l'olivier).

Nous avons pu, chez l'olivier, mettre le principe lignifiant en évidence dans la cavité même de la cellule (parenchyme et fibres).

D'après cette préformation, *la lignification paraît bien s'effectuer par imprégnation* et non par simple transformation sur place.

Il n'y aurait dès lors entre subérisation et lignification qu'une différence apparente dans le processus du phénomène, différence liée à une particulière attraction du principe lignifiant par les composés pectiques (2) et la lignification exceptionnelle à processus de subérisation, de même que la lignification passive ou de contact s'expliqueraient aisément.

(1) Synthèse de la lignification des fibres de chanvre (à la périphérie) et du Laurier Rose (du côté de la lumière).

2) Il paraît en être de même dans les cas de réaction ligneuse de la cuticule (olivier). S'agit-il dans ces régions pectiques, non cellulosiques, d'Hadromal libre ou faut-il élargir la conception de Czapeck pour qui la lignification correspond à la constitution d'un éther d'Hadromal-cellulose (celluloside) ?

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

PHYSIOLOGIE ZOOLOGIQUE.	Phénomènes électriques des animaux
GÉOLOGIE	Les terrains néogènes de la France occidentale.

Vu et approuvé
Paris, le 1^{er} Juillet 1906

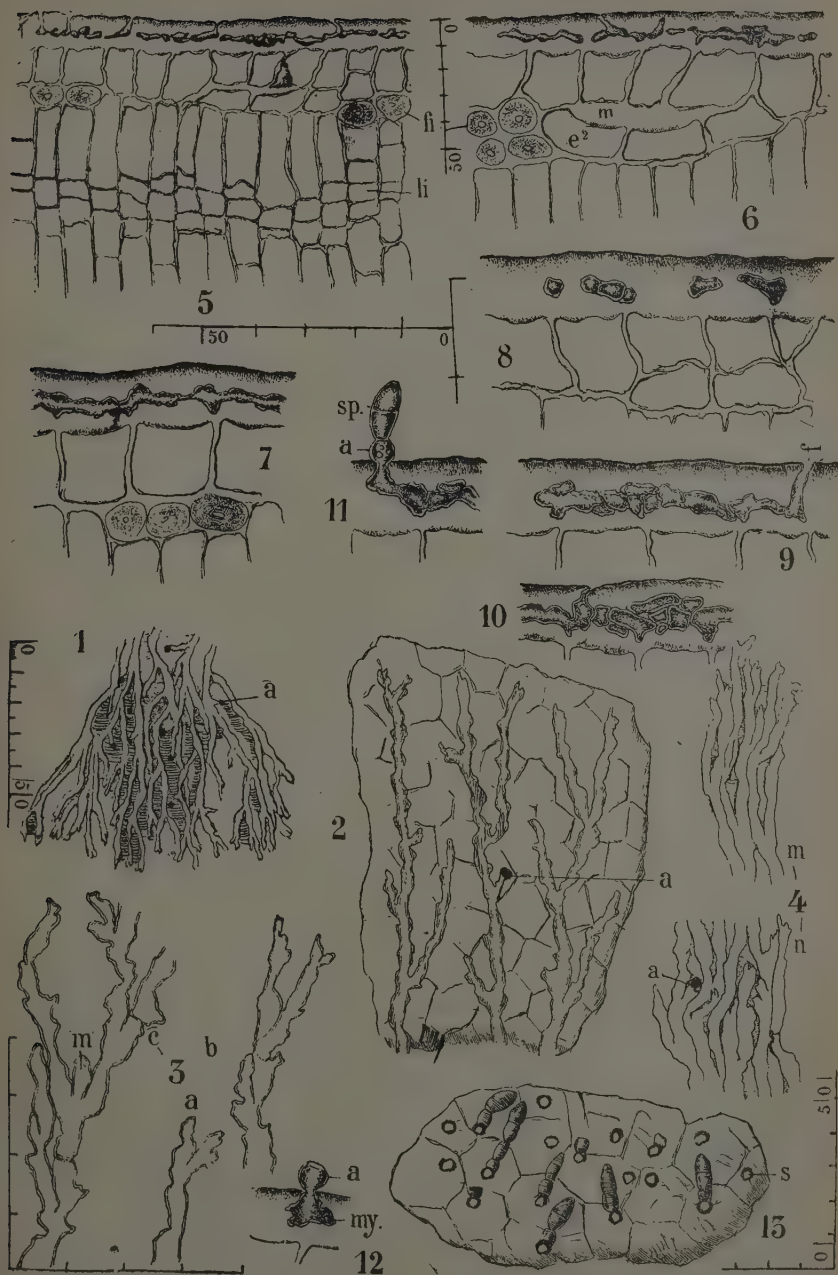
Le Doyen de la Faculté des Sciences
Paul APPELL

Vu et permis d'imprimer

Le Vice-Recteur
de l'Académie de Paris

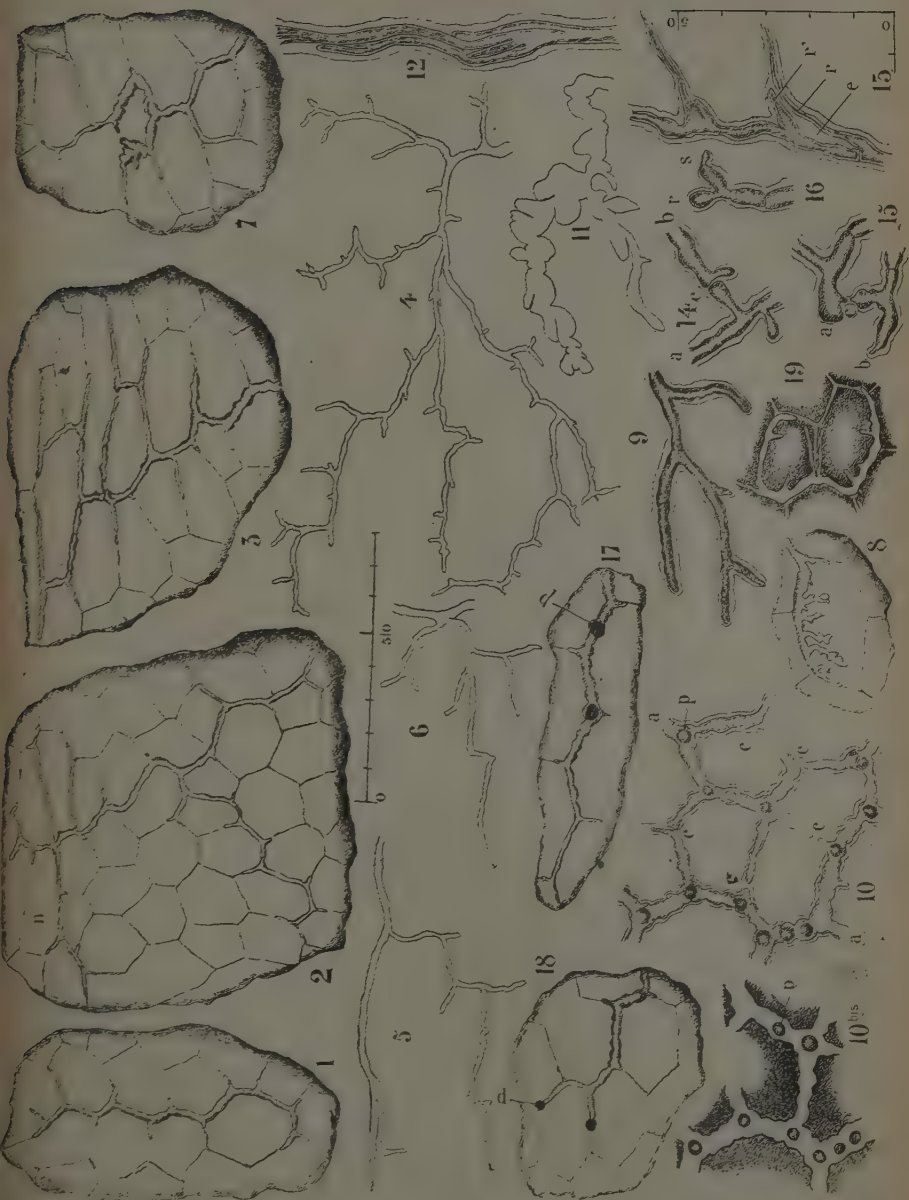
L. LIARD

PLANCHE I



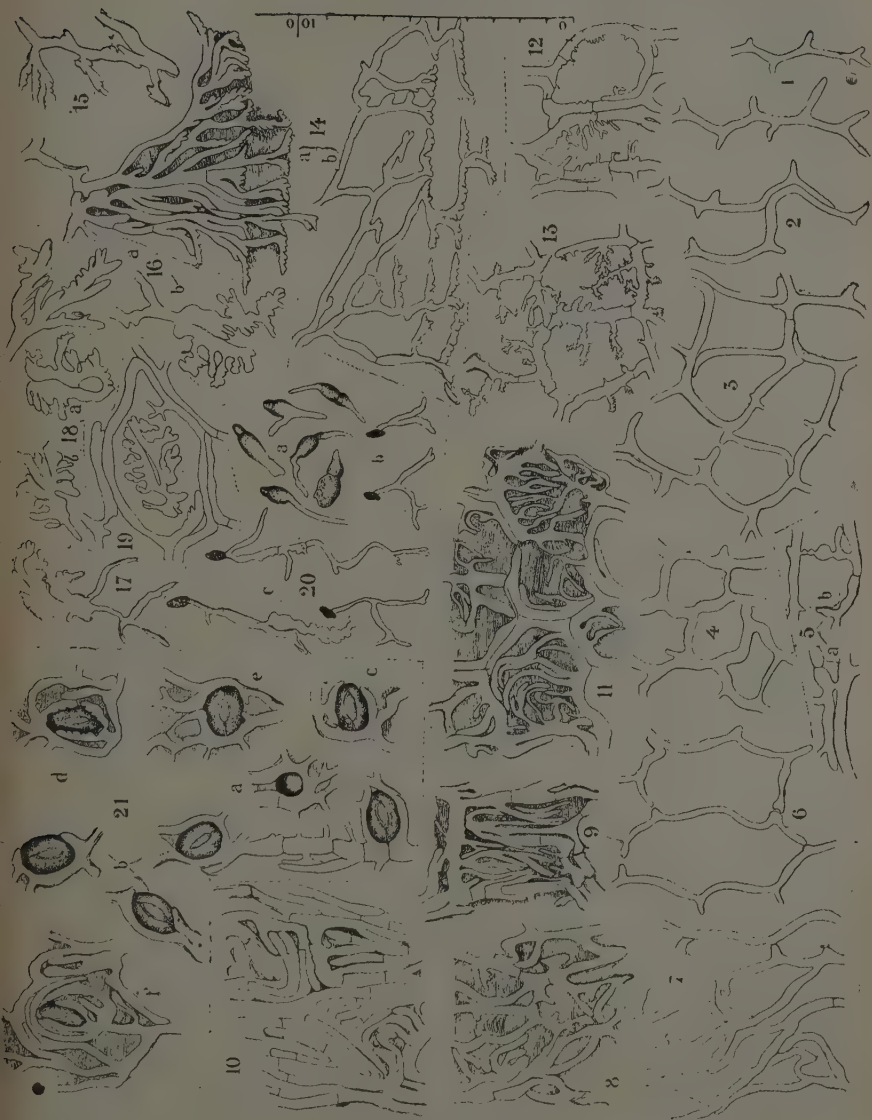
Cycloconium æleoginum

PLANCHE II



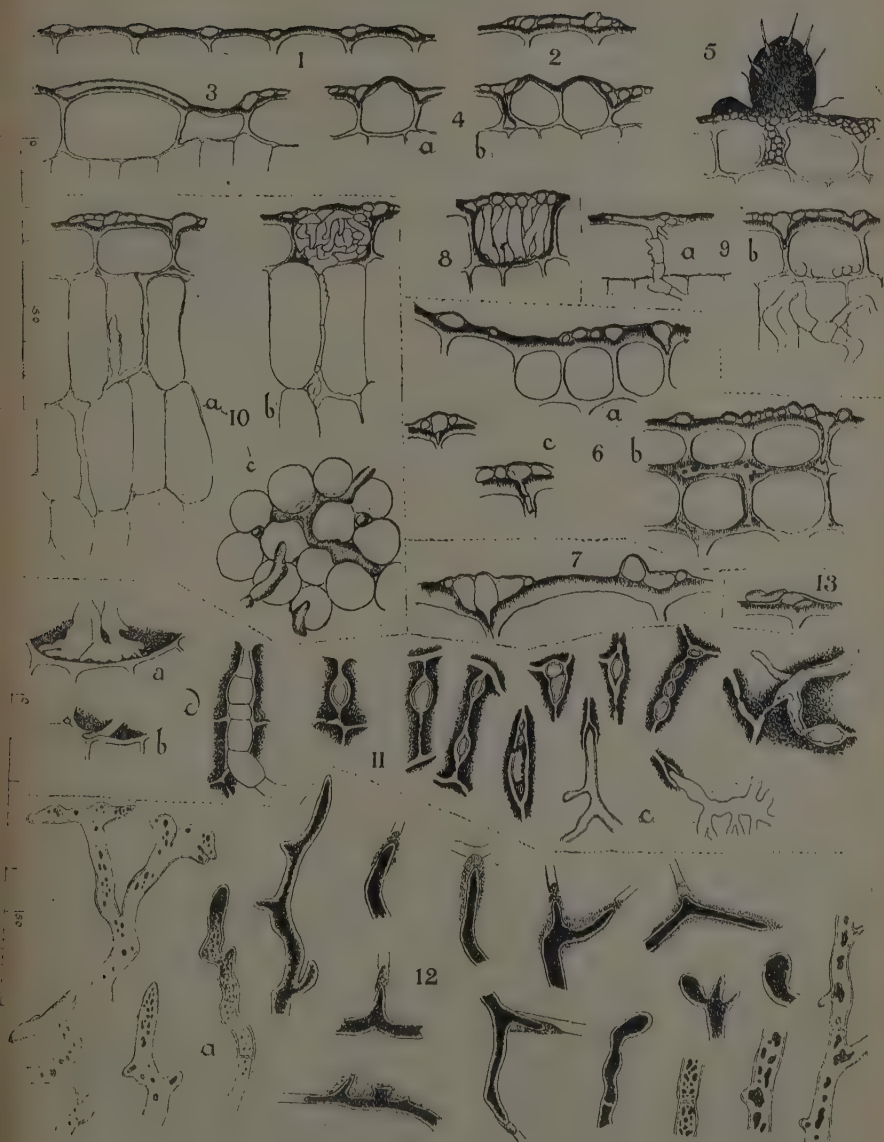
Guignardia Bidwelli

PLANCHE III



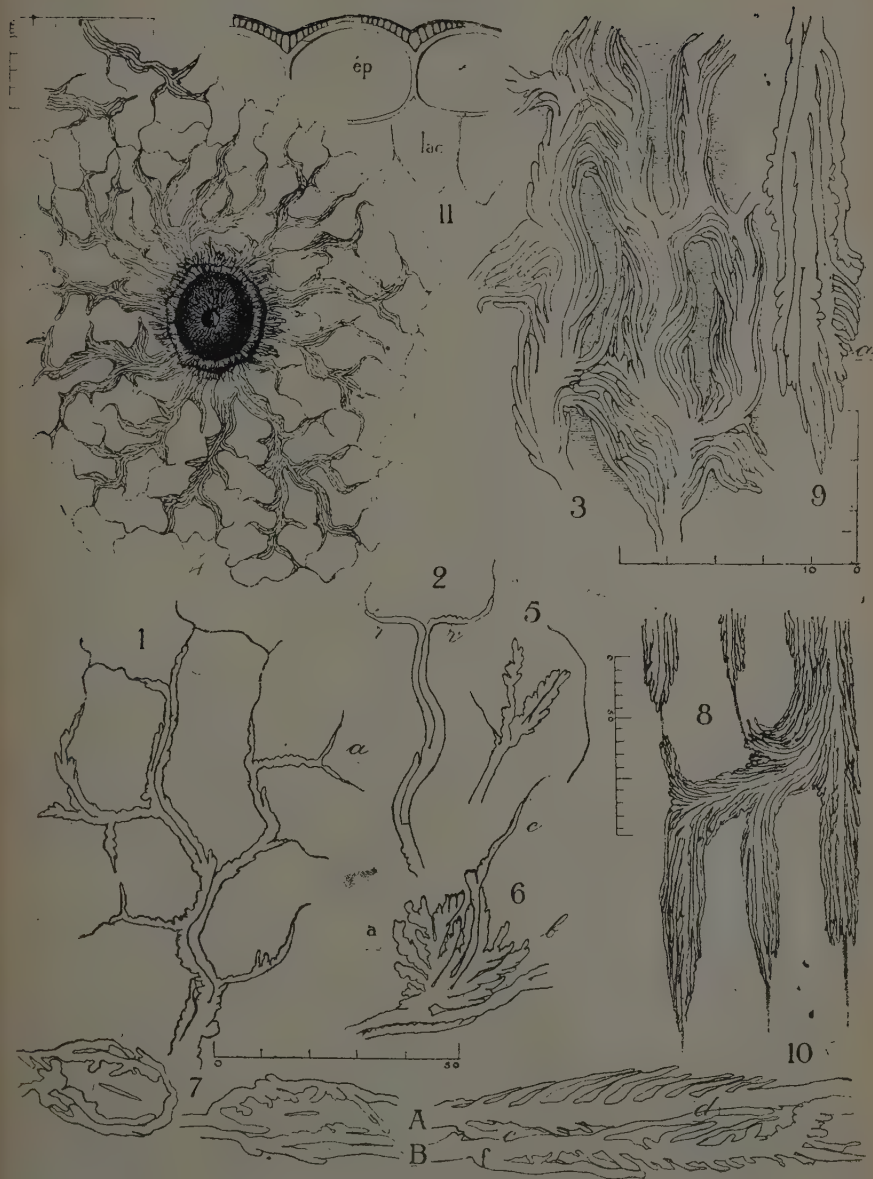
Venturia circinans

PLANCHE IV

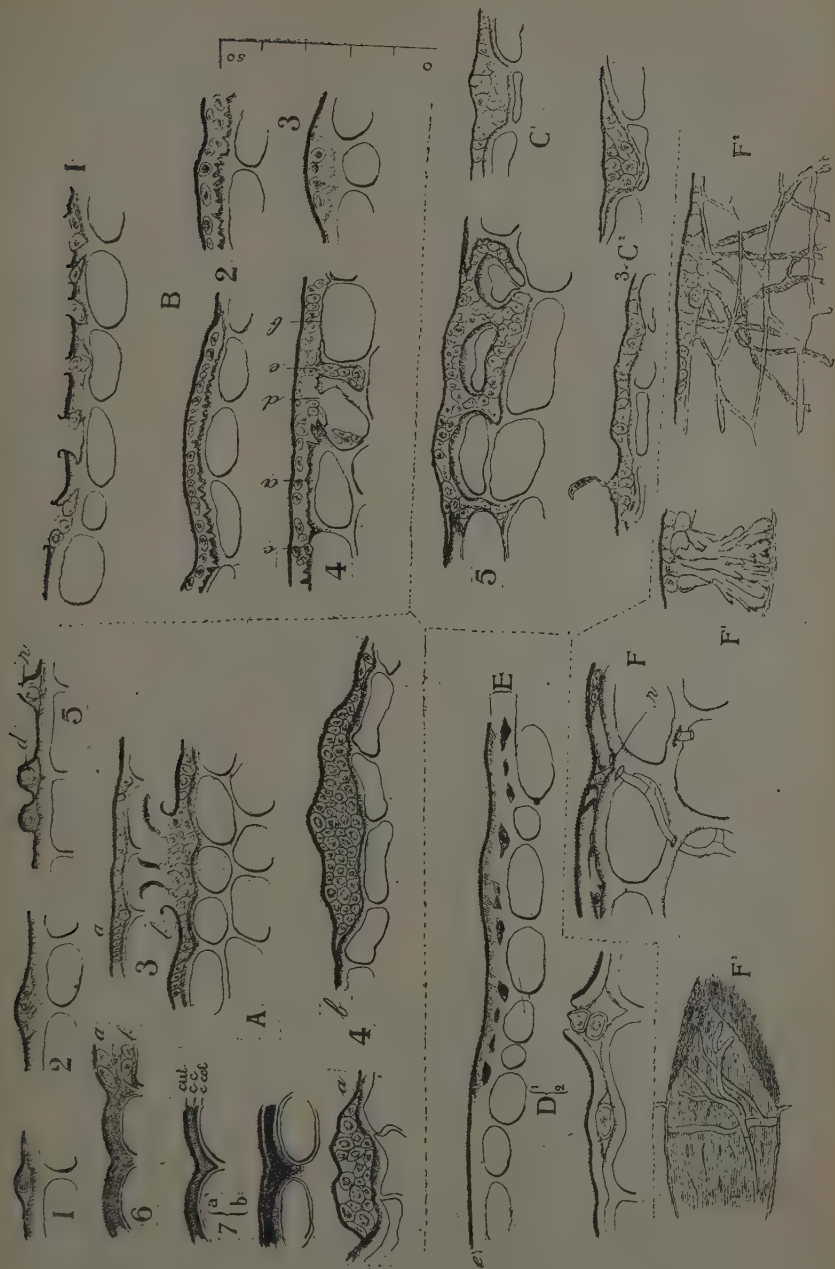


Venturia Circinans

PLANCHE V



Stigmathea Robertiani



Fusarium Hordearium

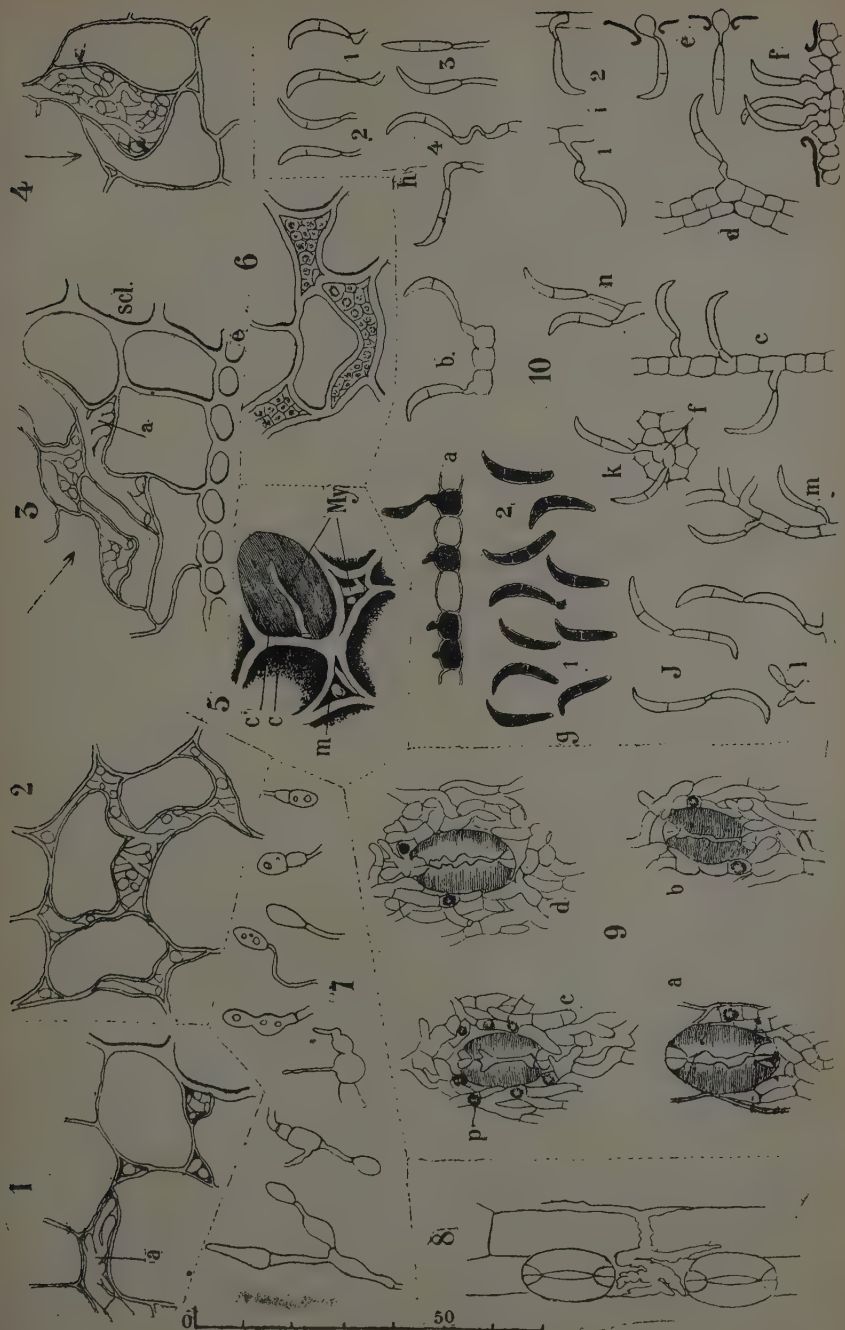
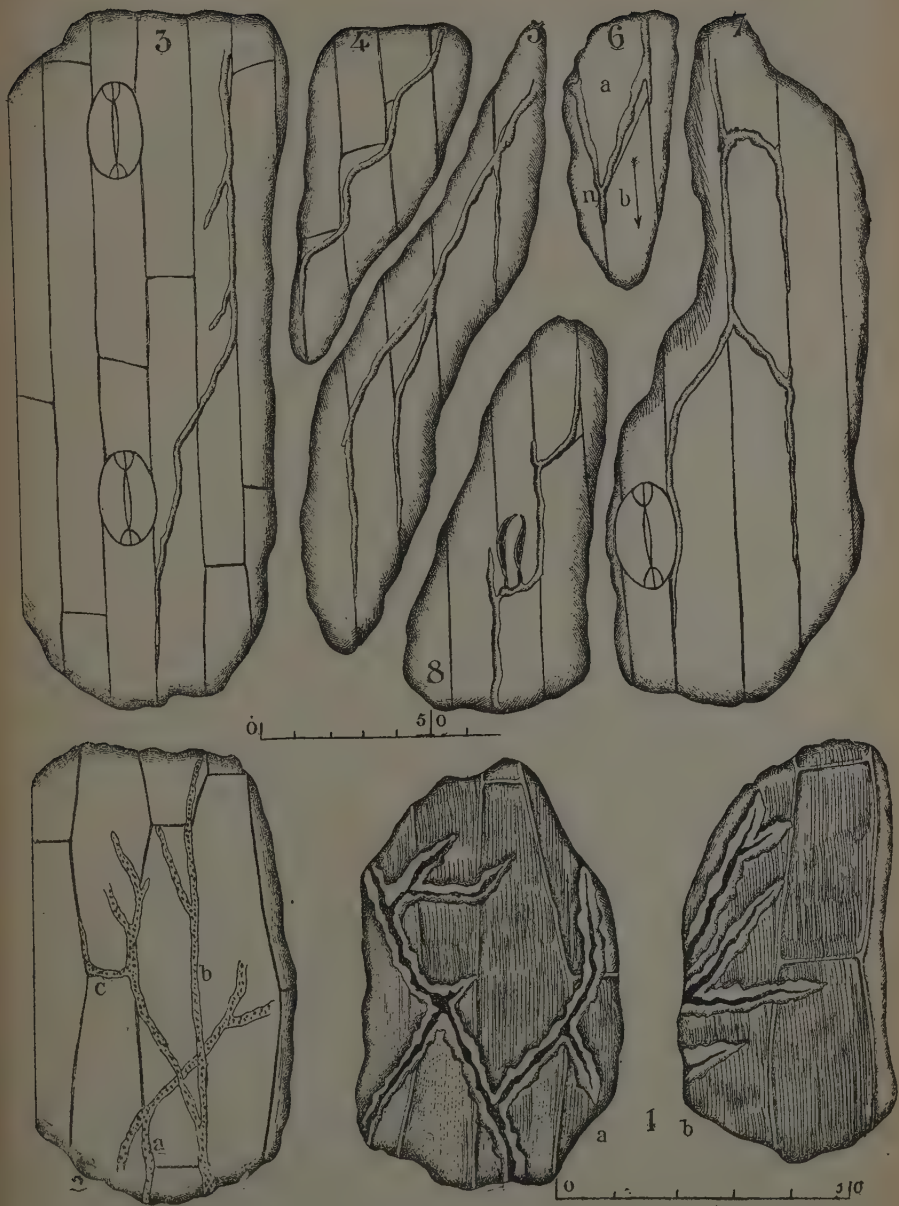


PLANCHE VII



Fusarium Hordearium

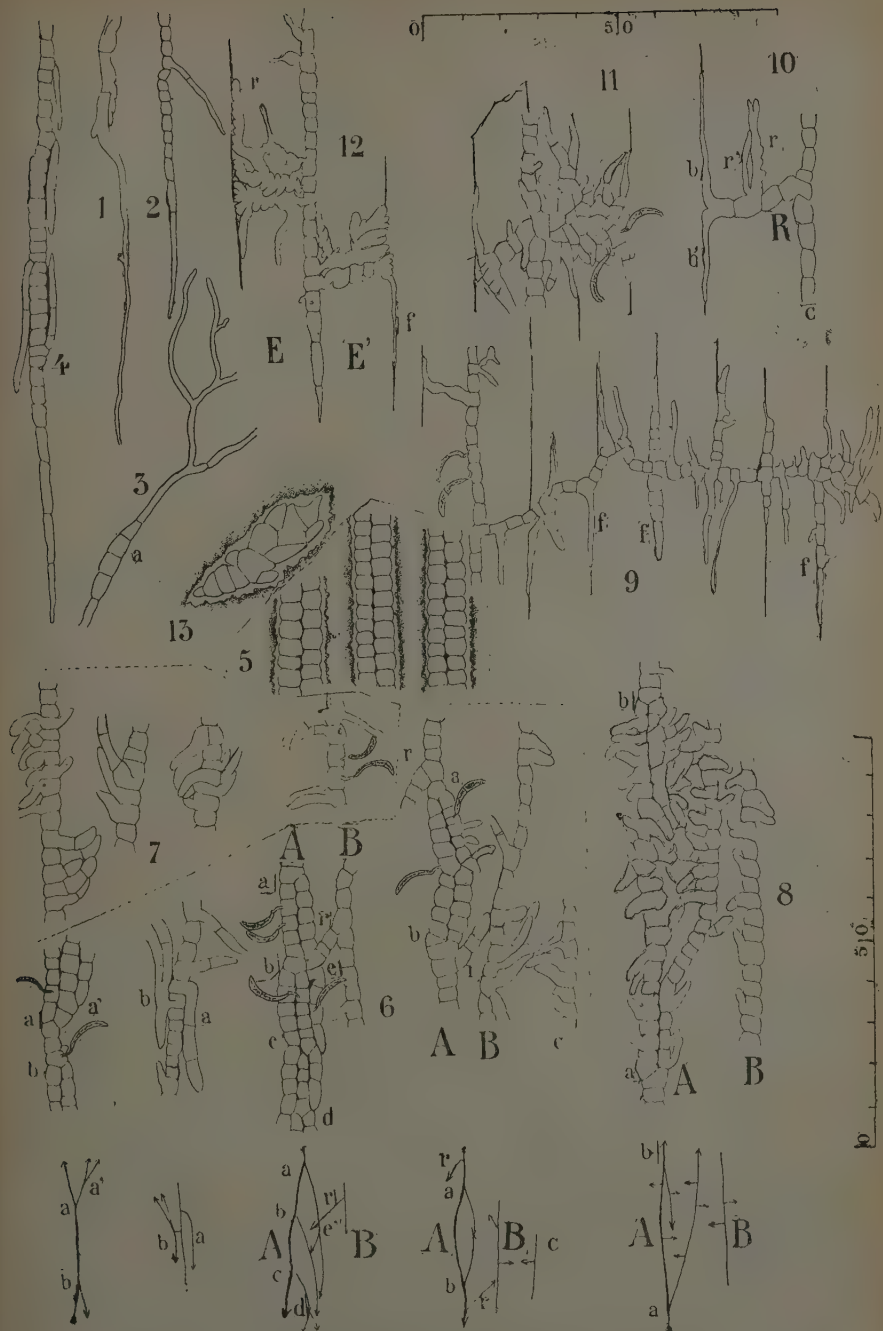
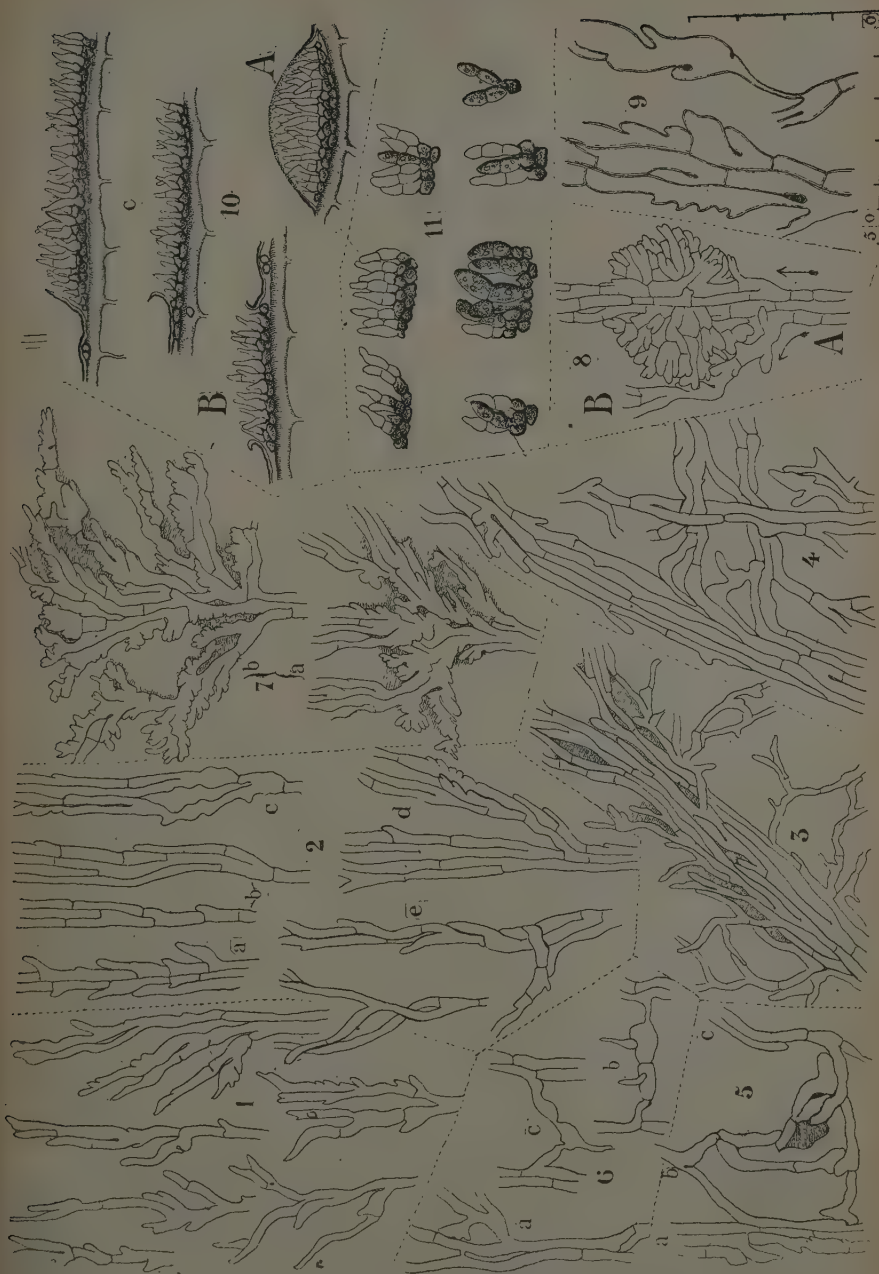


PLANCHE IX



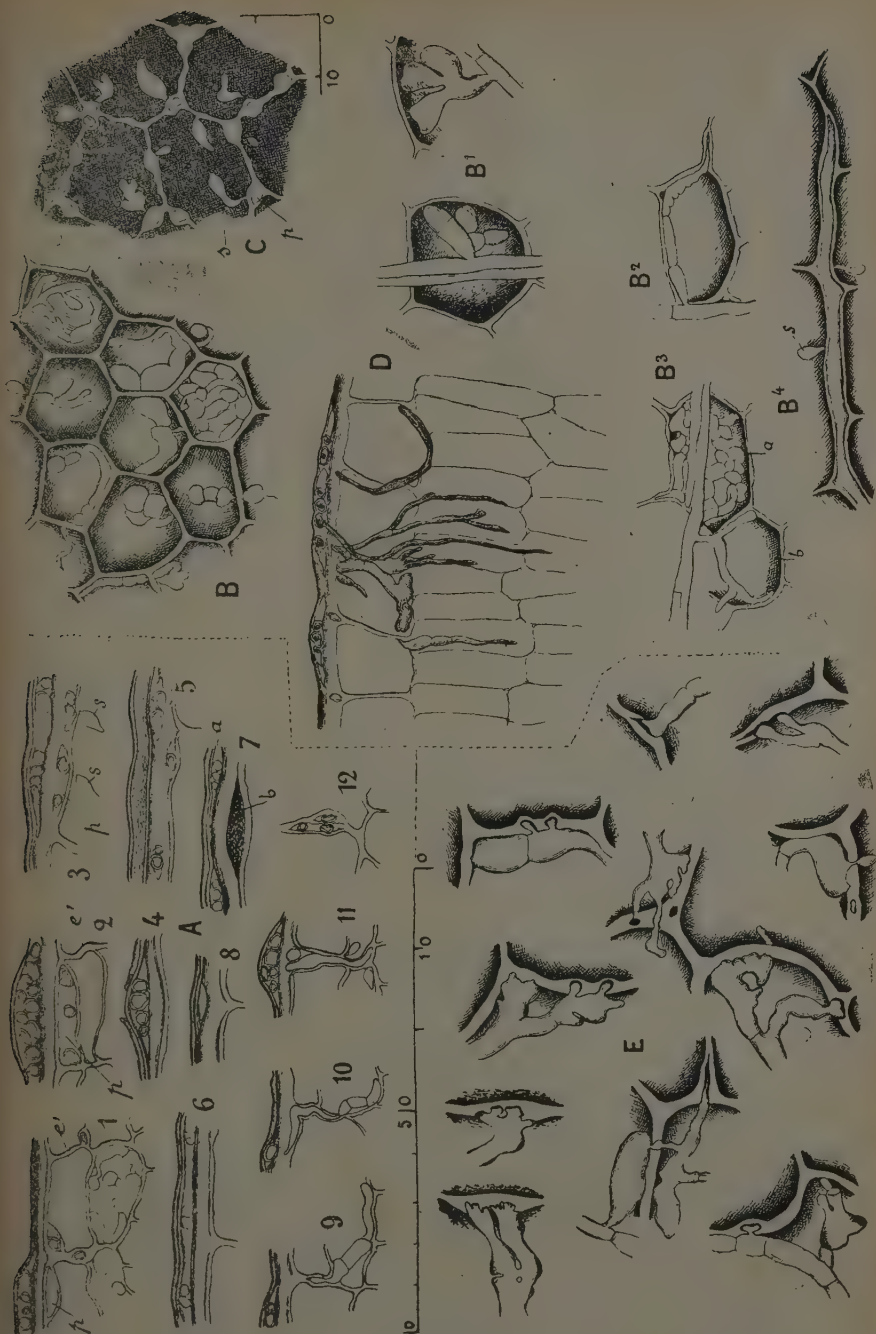
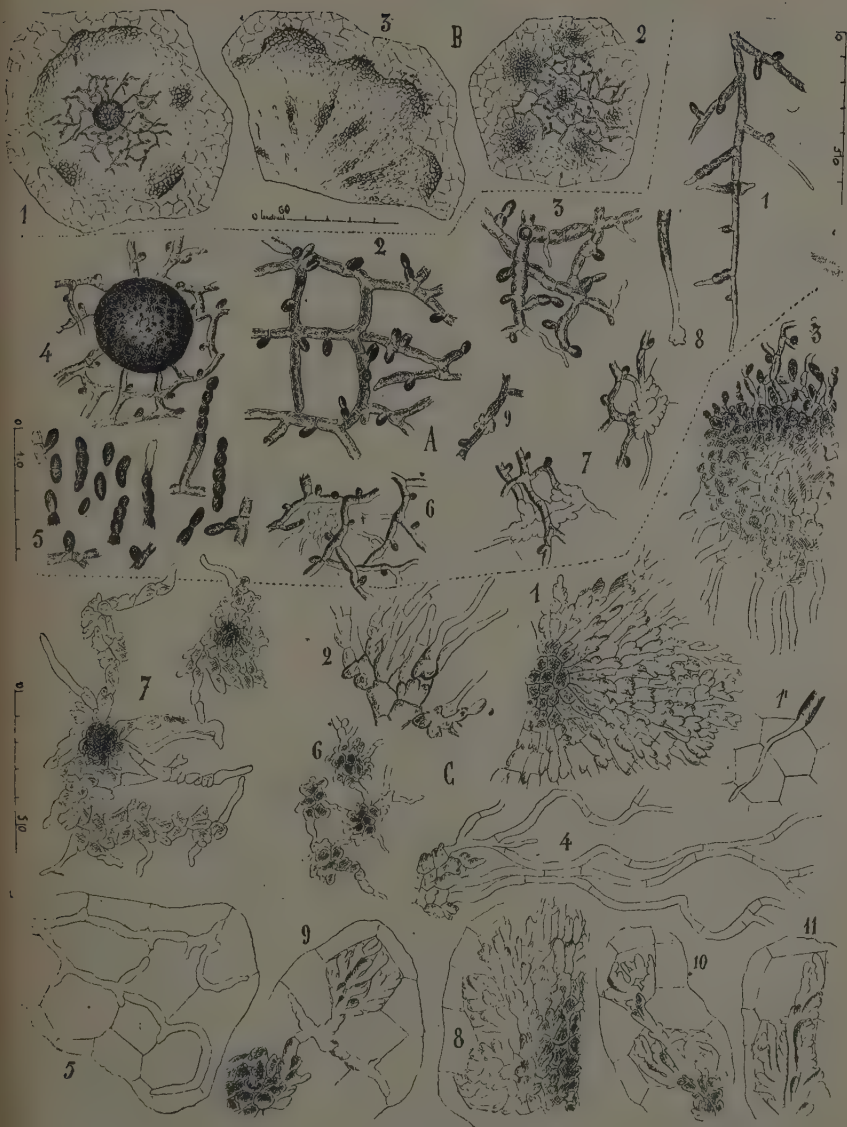


PLANCHE XI



Myceloderma cuticularis

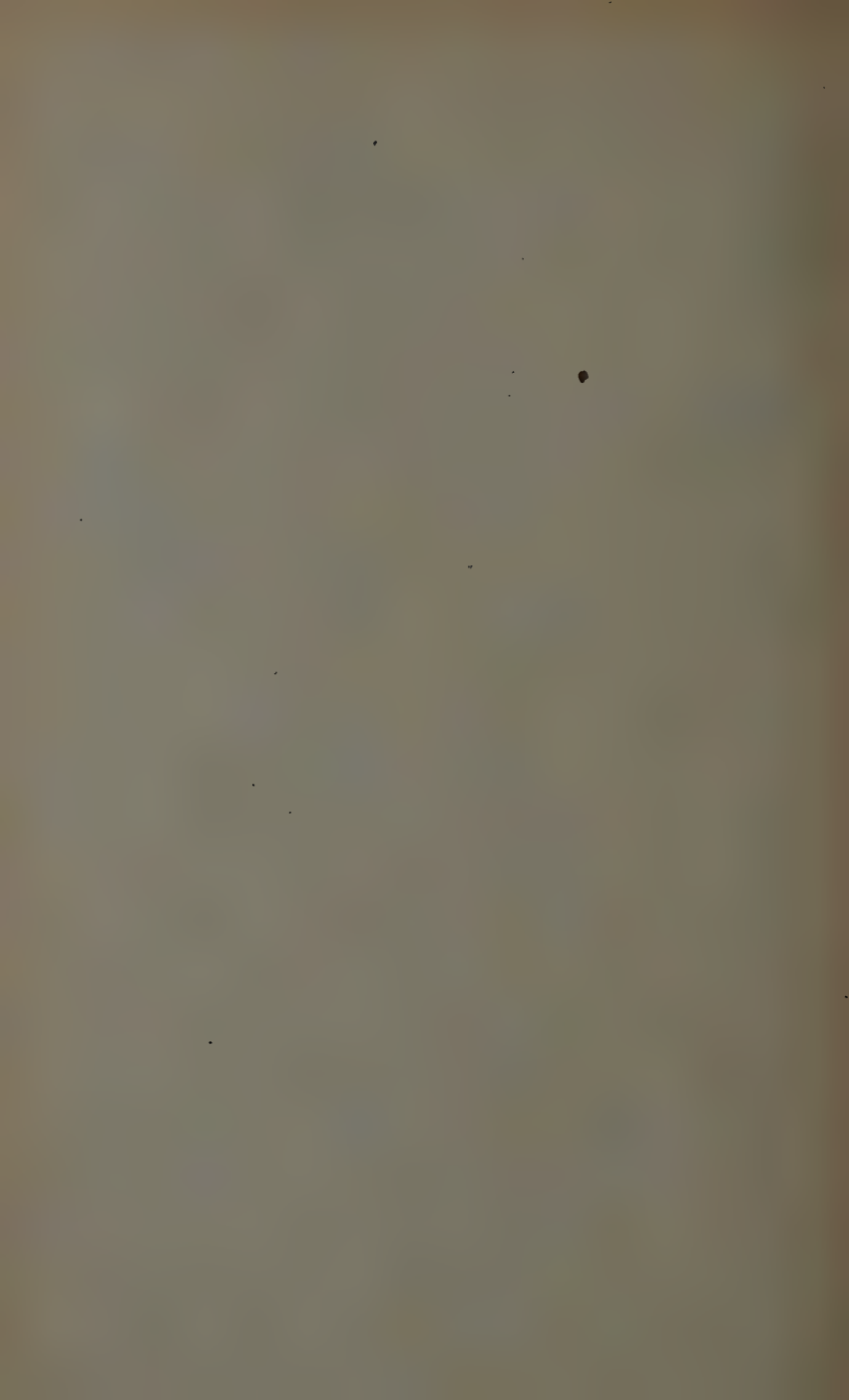
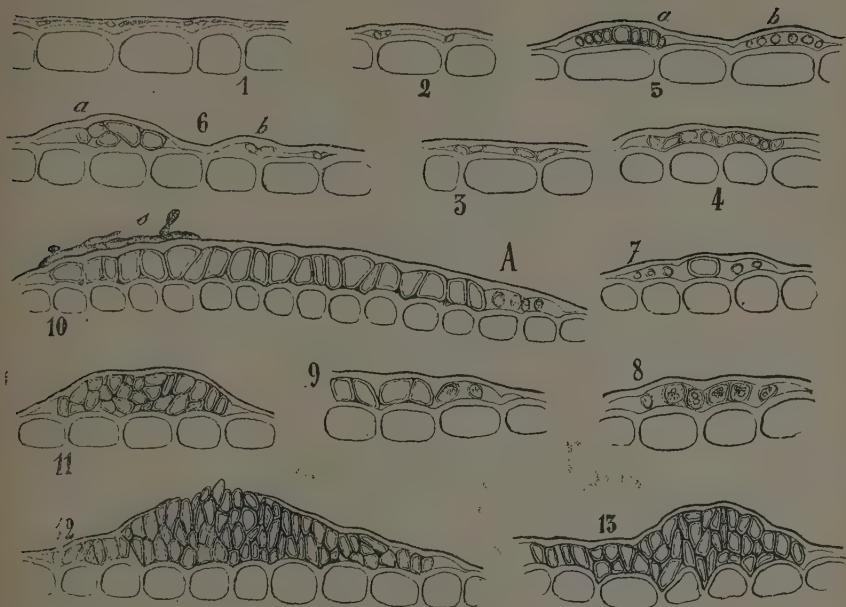
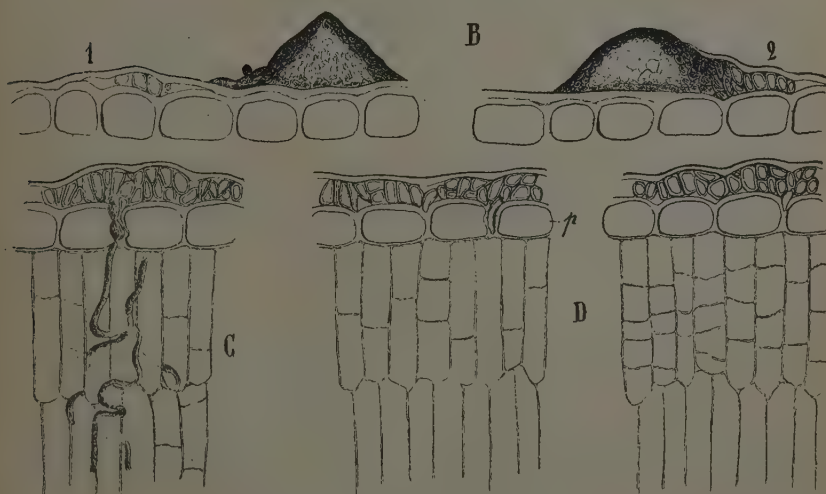


PLANCHE XII



0 1 5 10



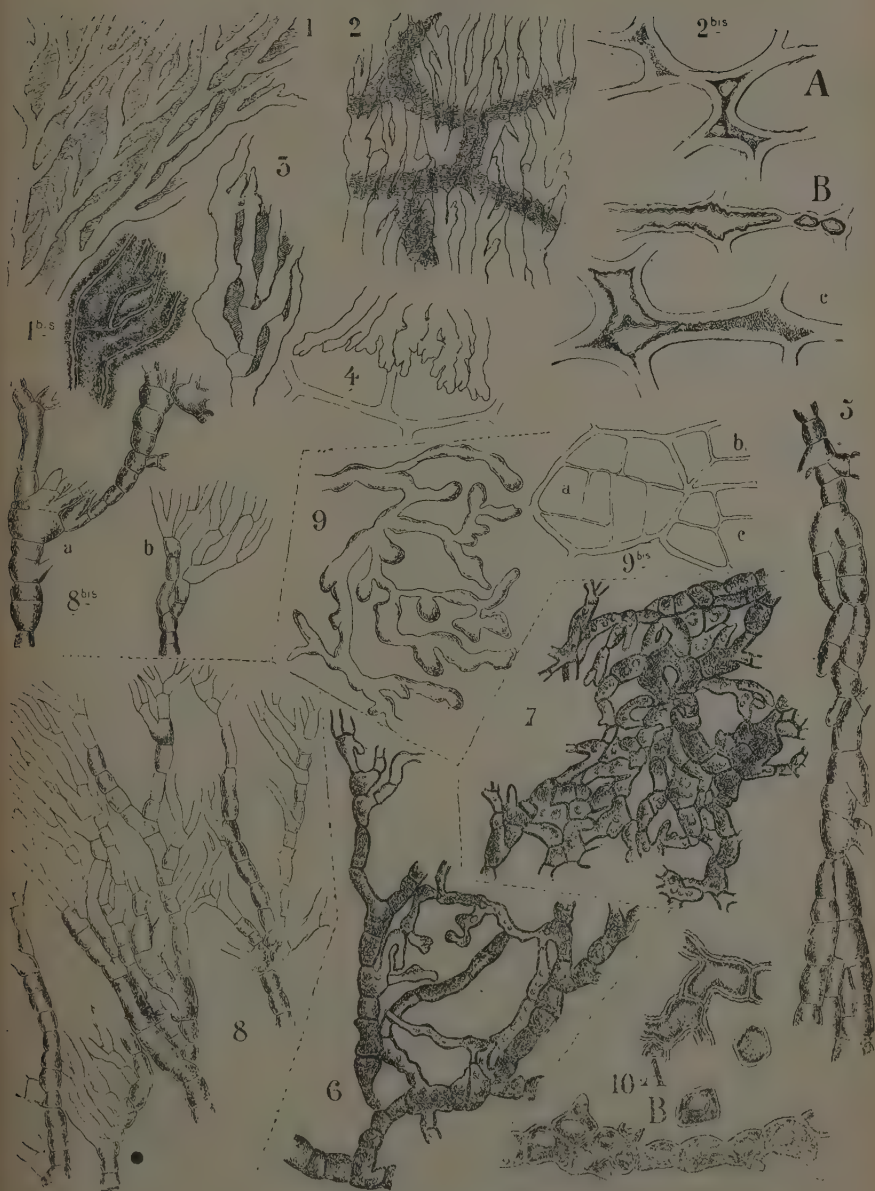
Myceloderma cuticularis

PLANCHE XIII



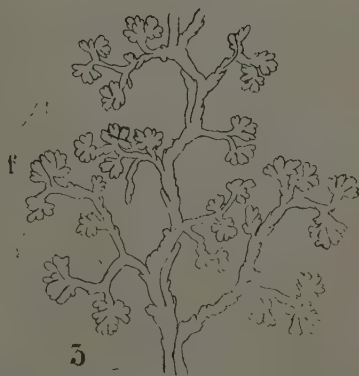
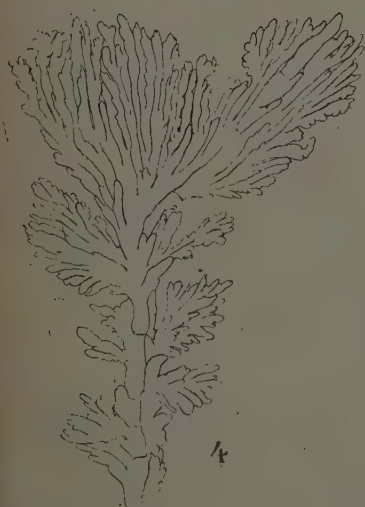
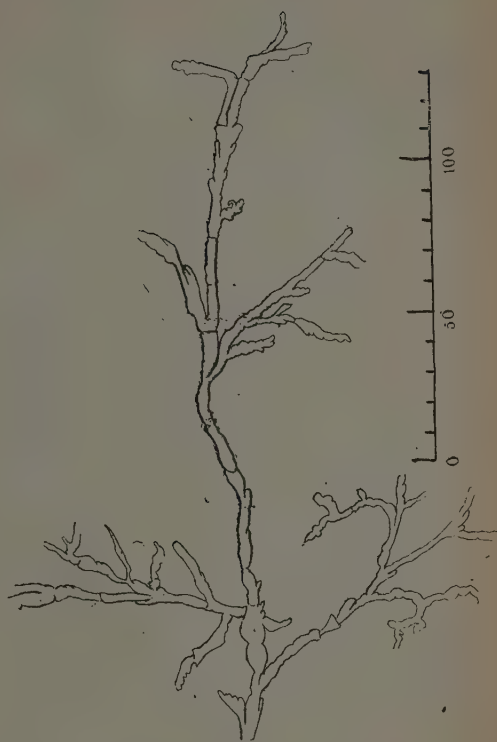
Fusicladium Pruni

PLANCHE XIV



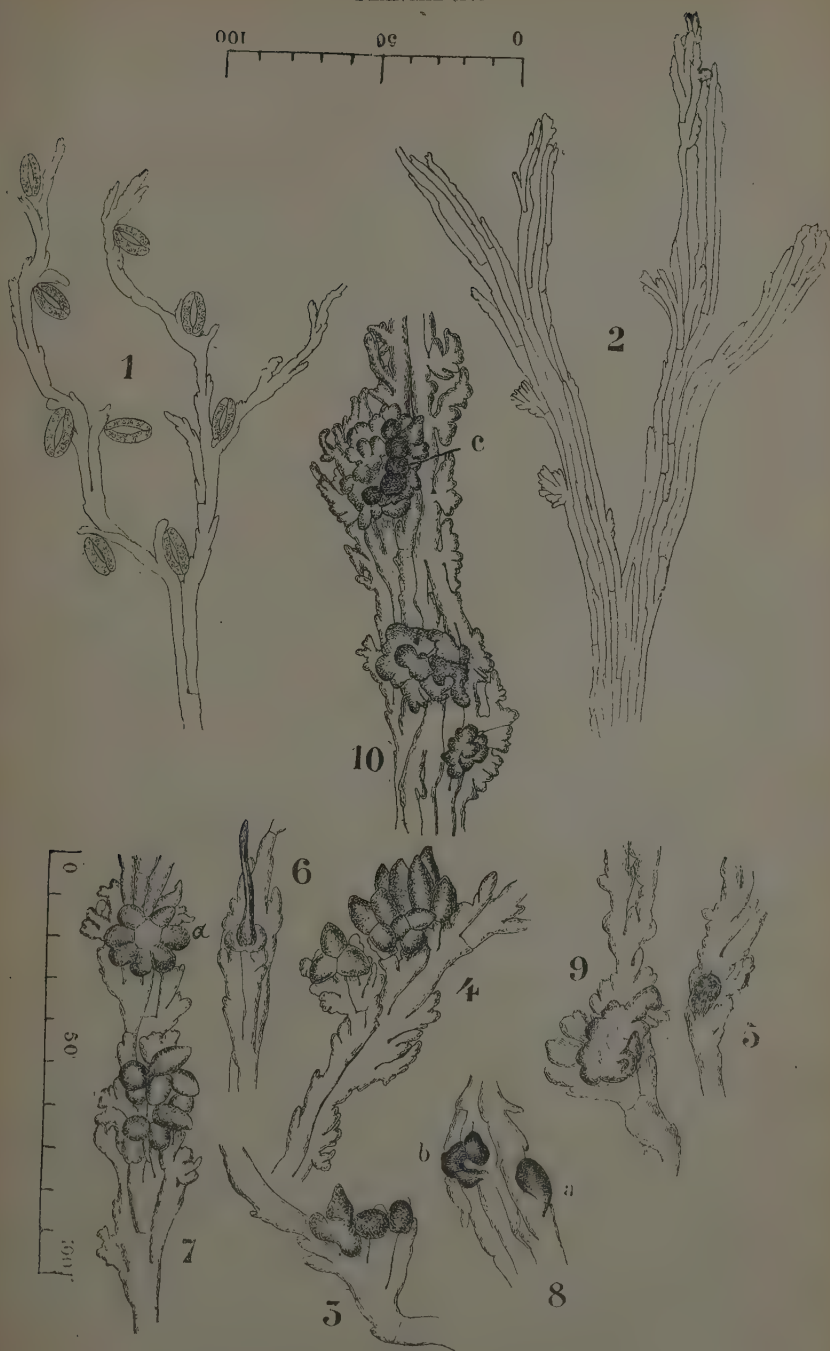
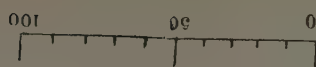
Fusicladium Pruni

PLANCHE XV



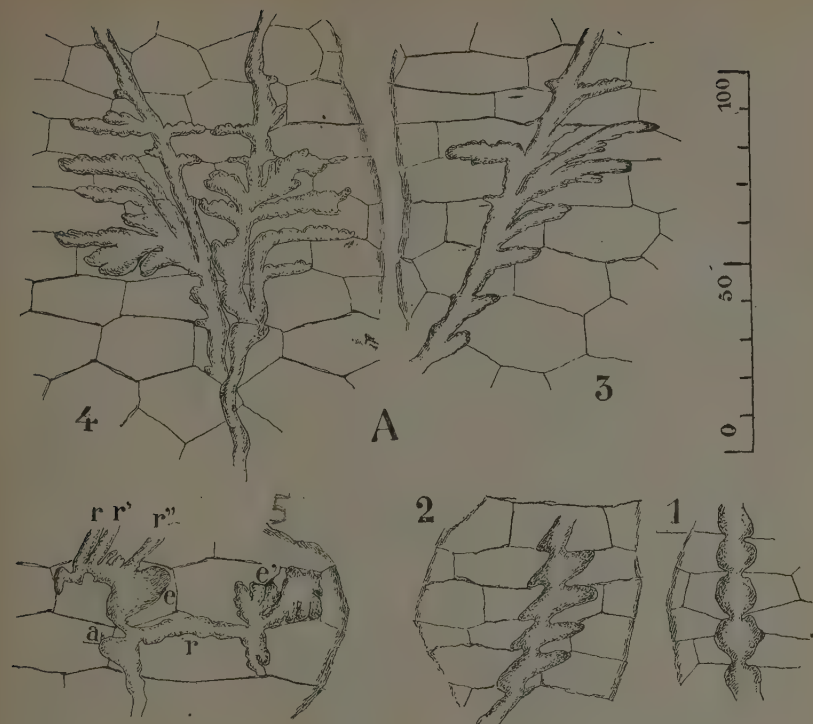
Fusicladium pyrinum

PLANCHE XVI



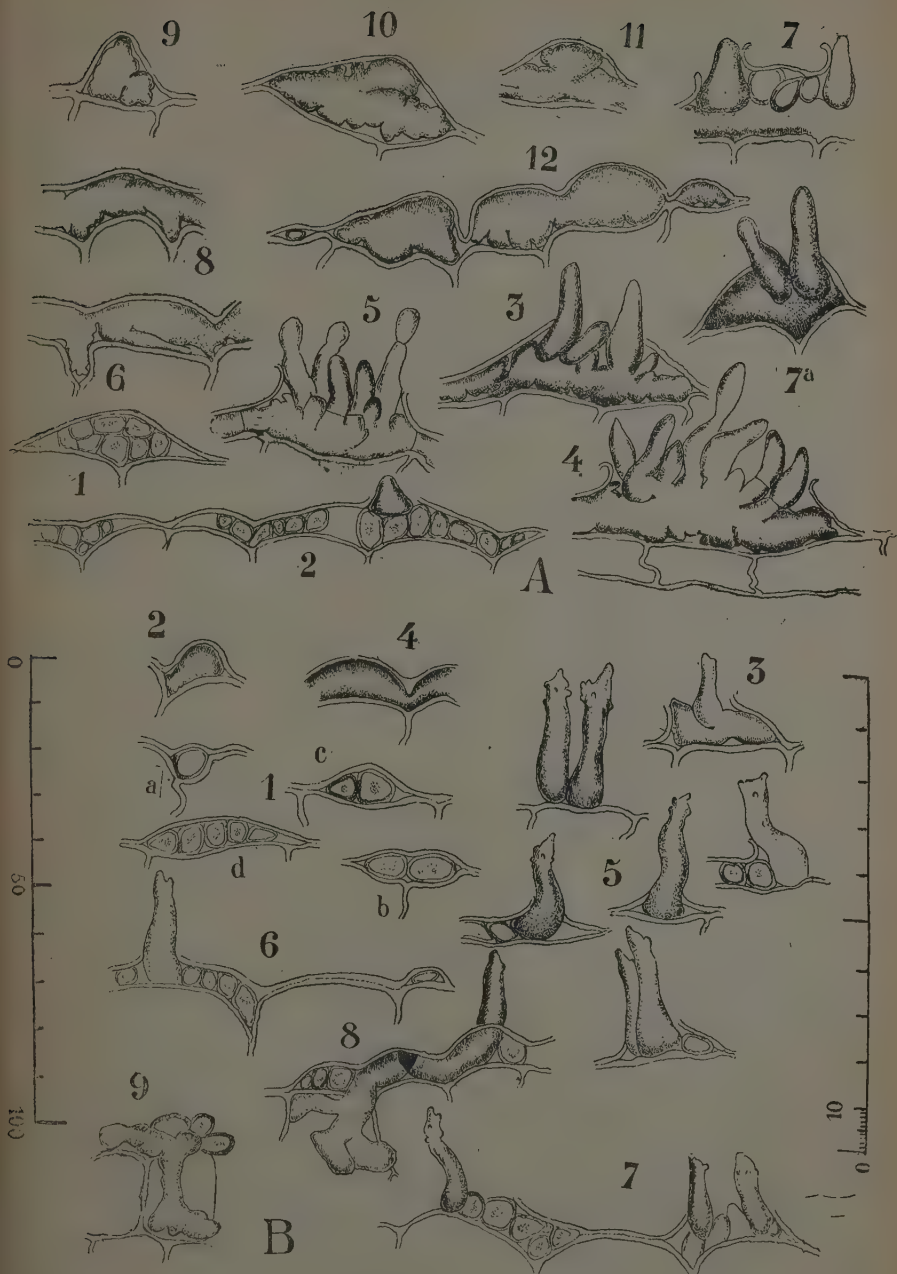
Fusicladium dendriticum

PLANCHE XVII



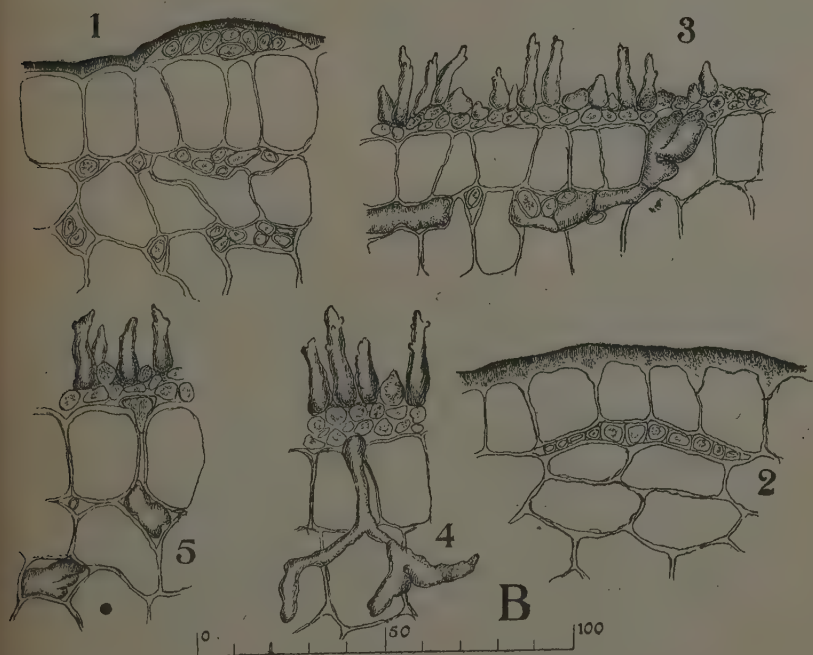
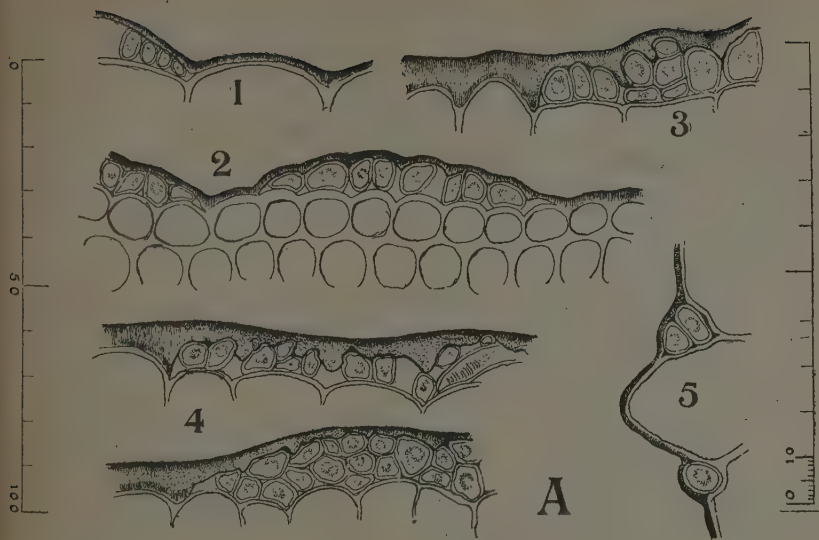
Fusicladium pyrinum

PLANCHE XVIII



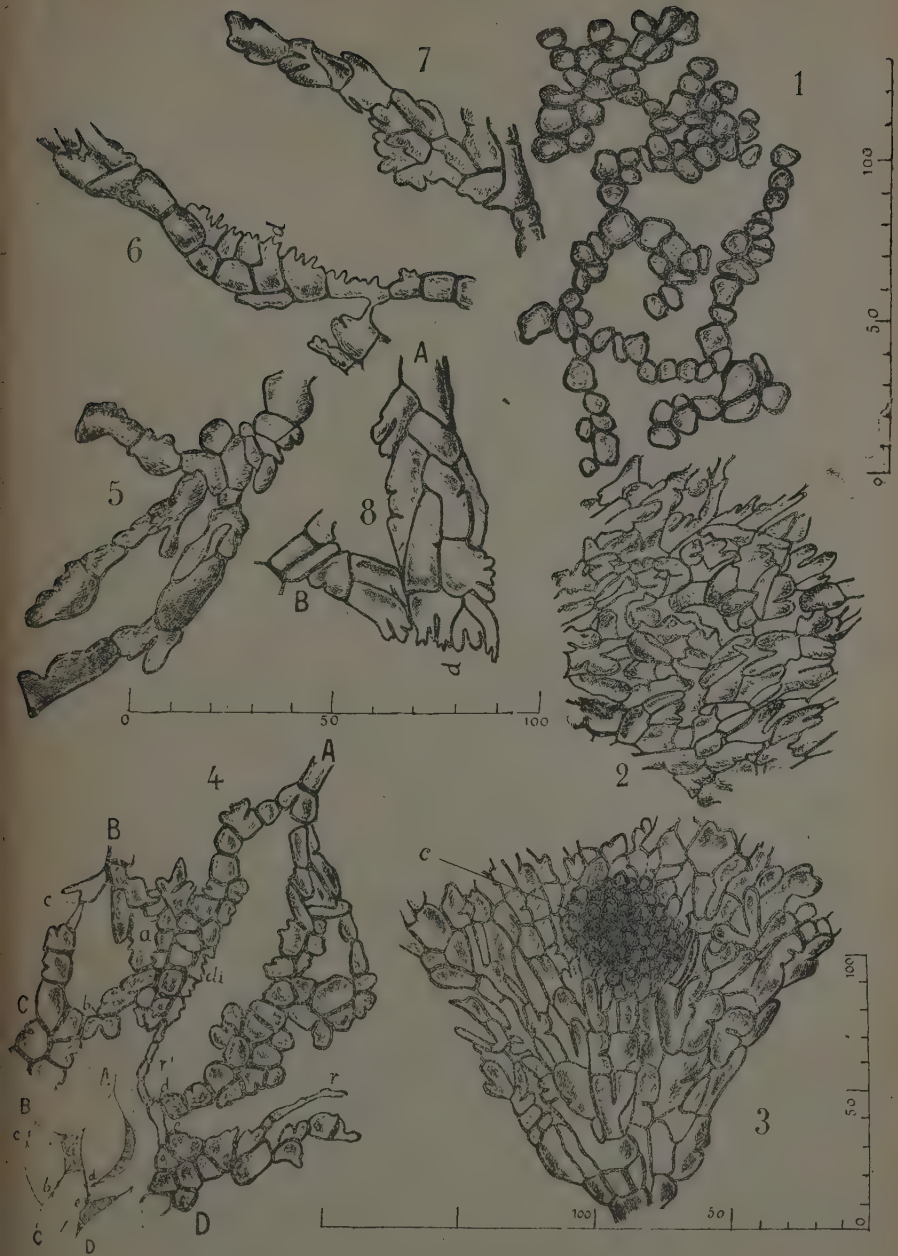
Fusicladium pyrinum et *dendriticum*

PLANCHE XIX



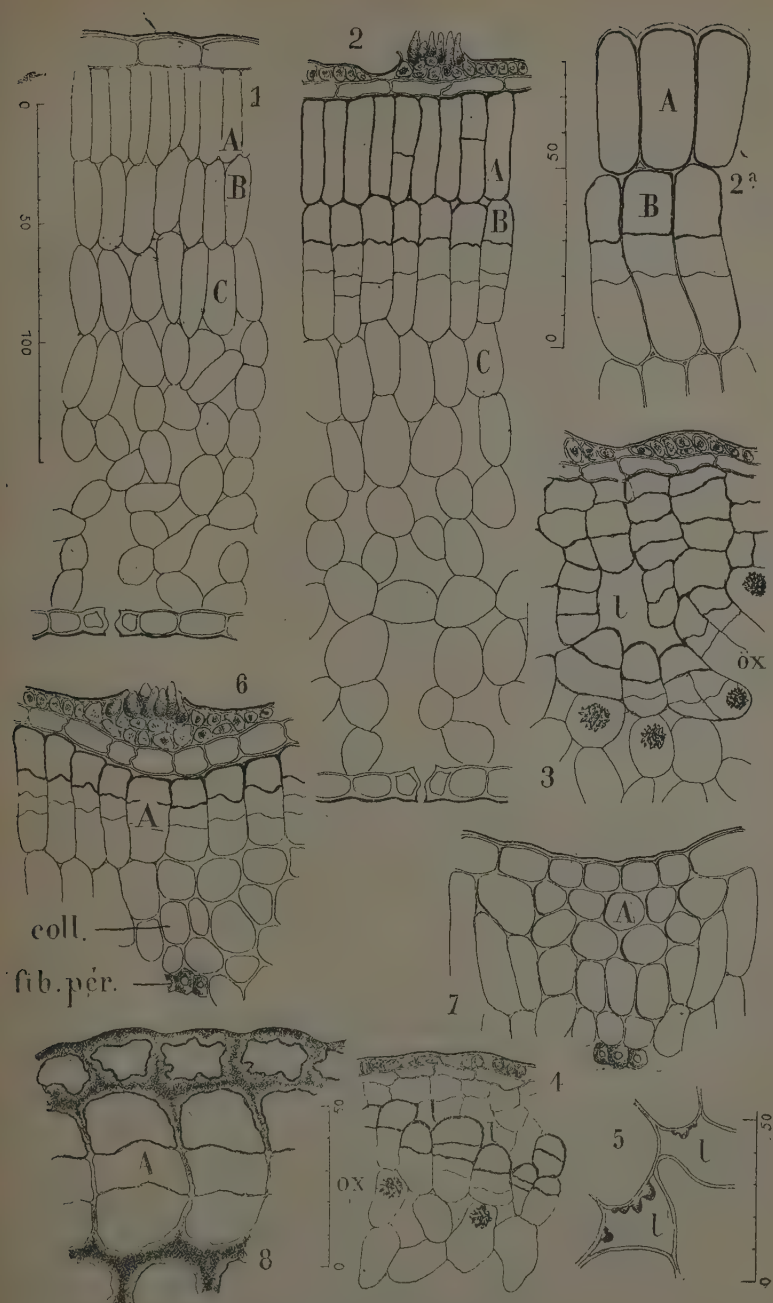
Fusicladium pyrinum et dendriticum

PLANCHE XX



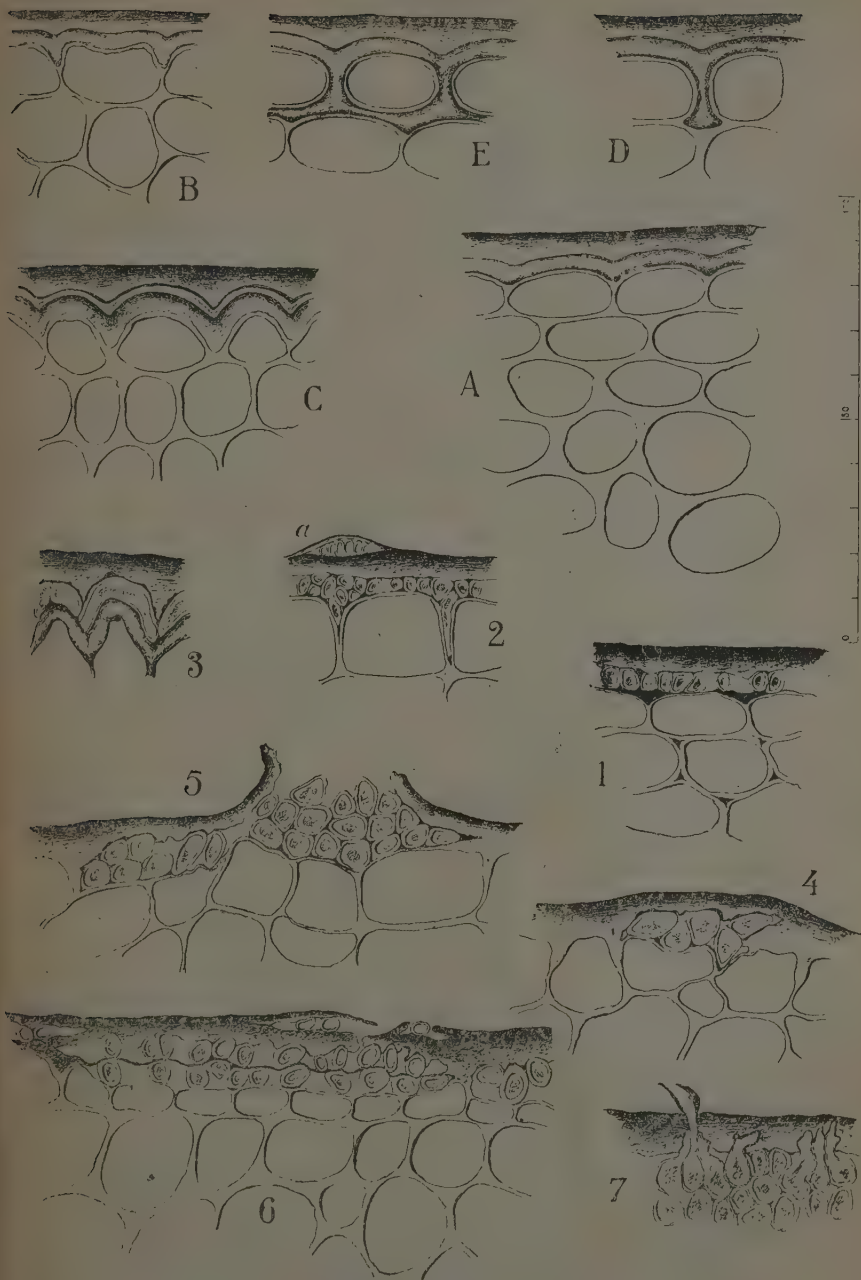
Fusicladium pyrinum et *dendriticum*

PLANCHE XXI



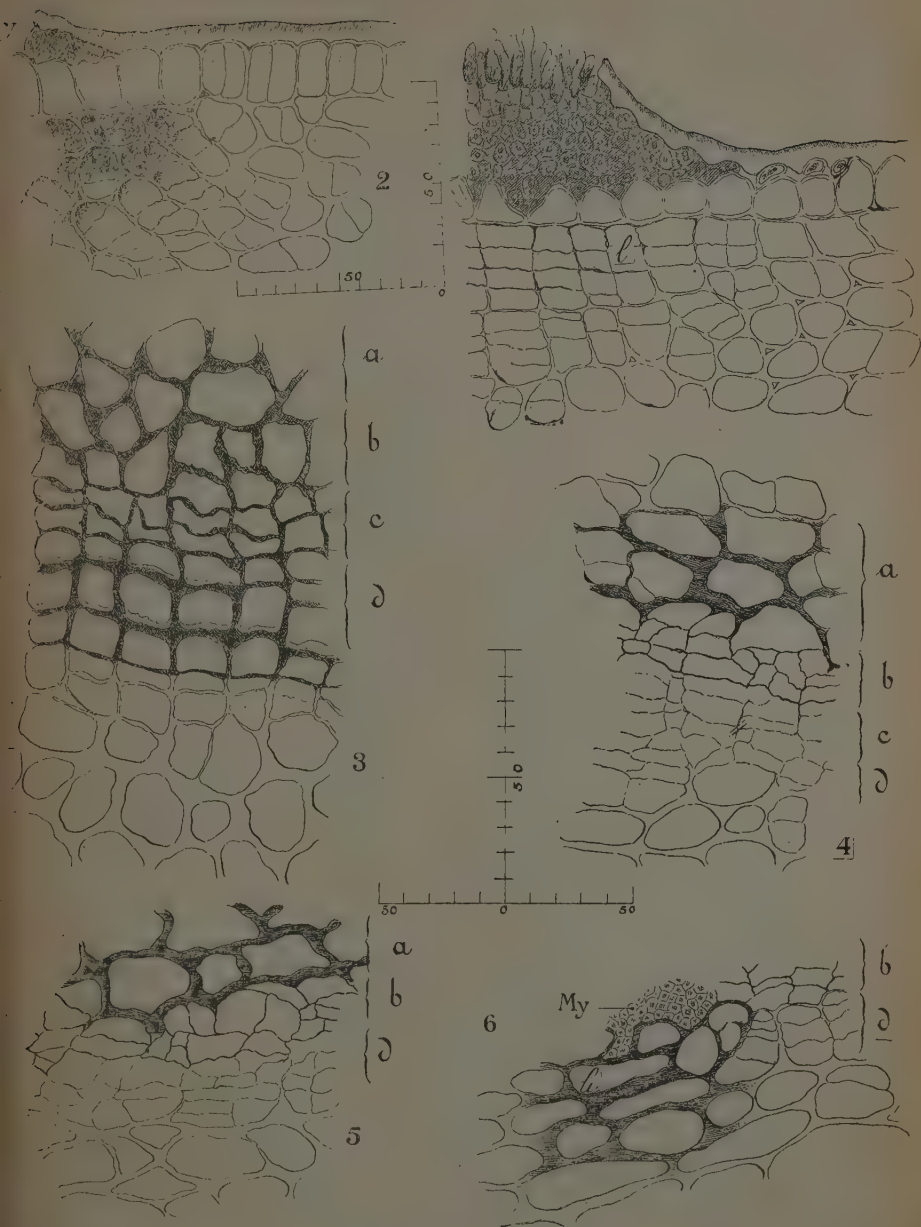
Fusicladium pyrinum et *dendriticum*

PLANCHE XXII

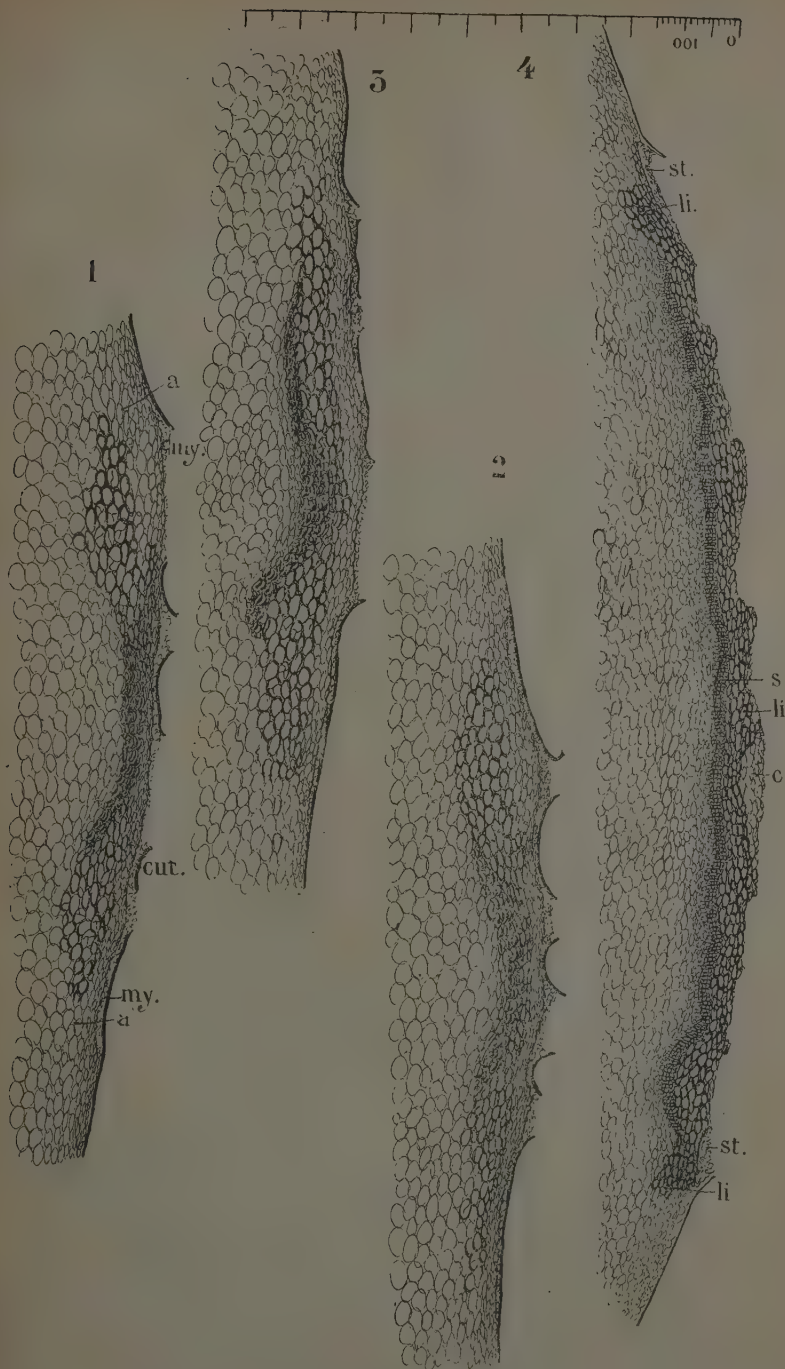


Fusicladium dendriticum

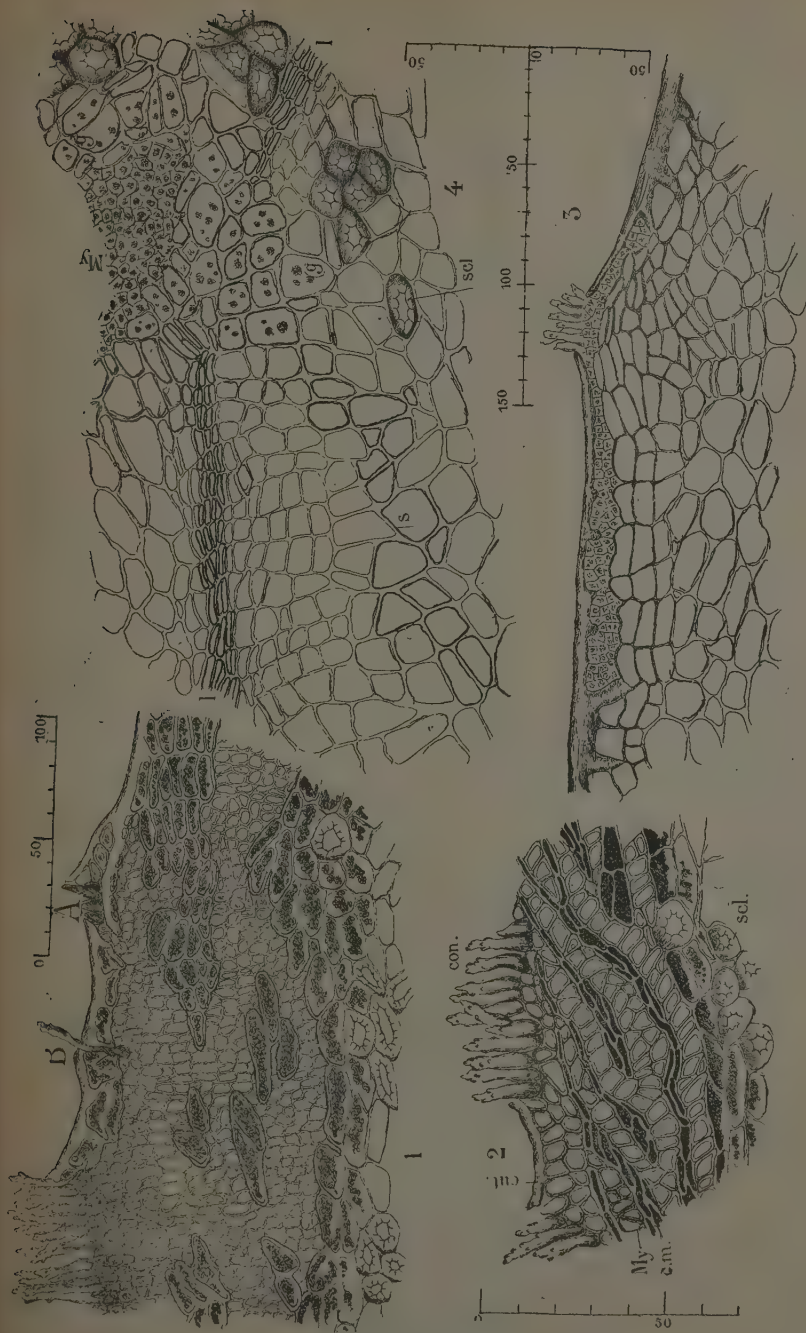
PLANCHE XXIII



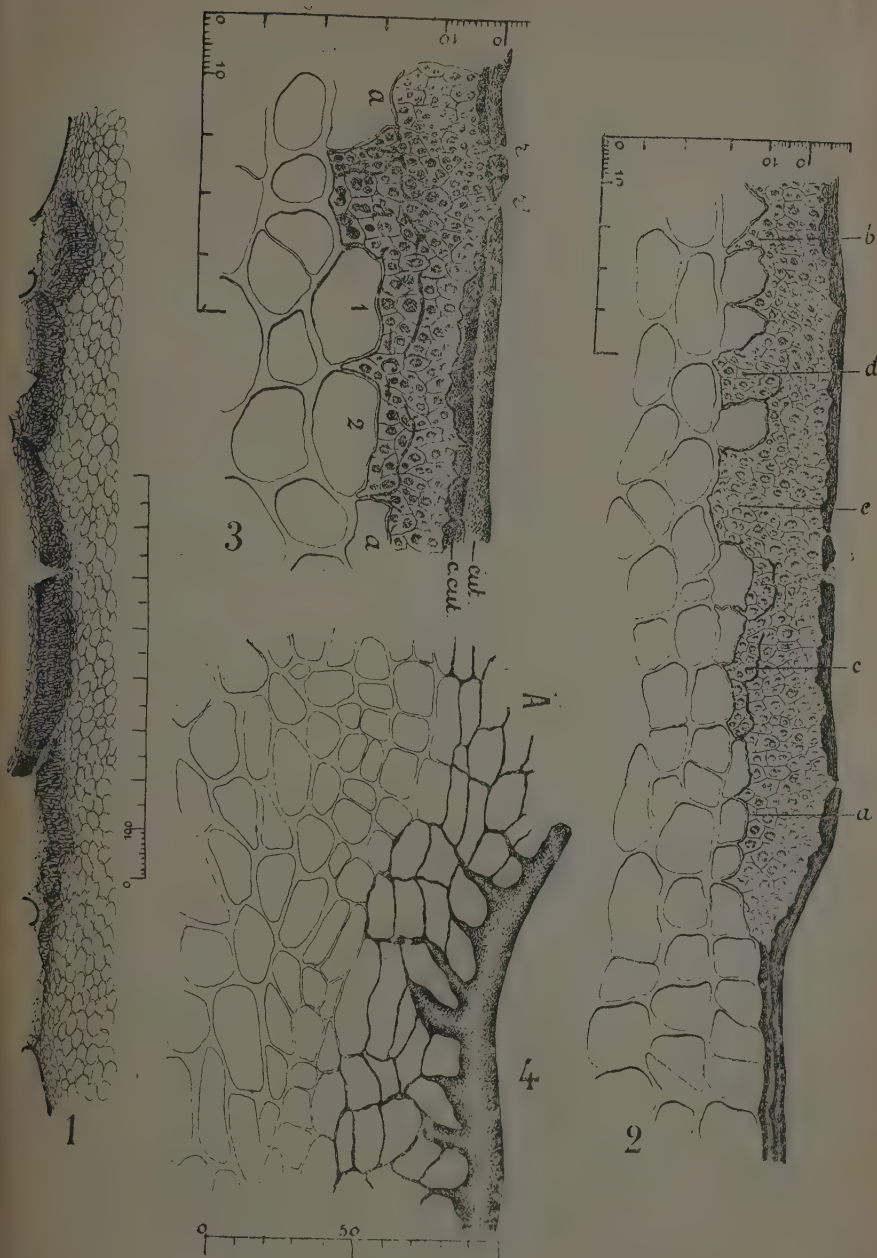
Fusicladium dendriticum



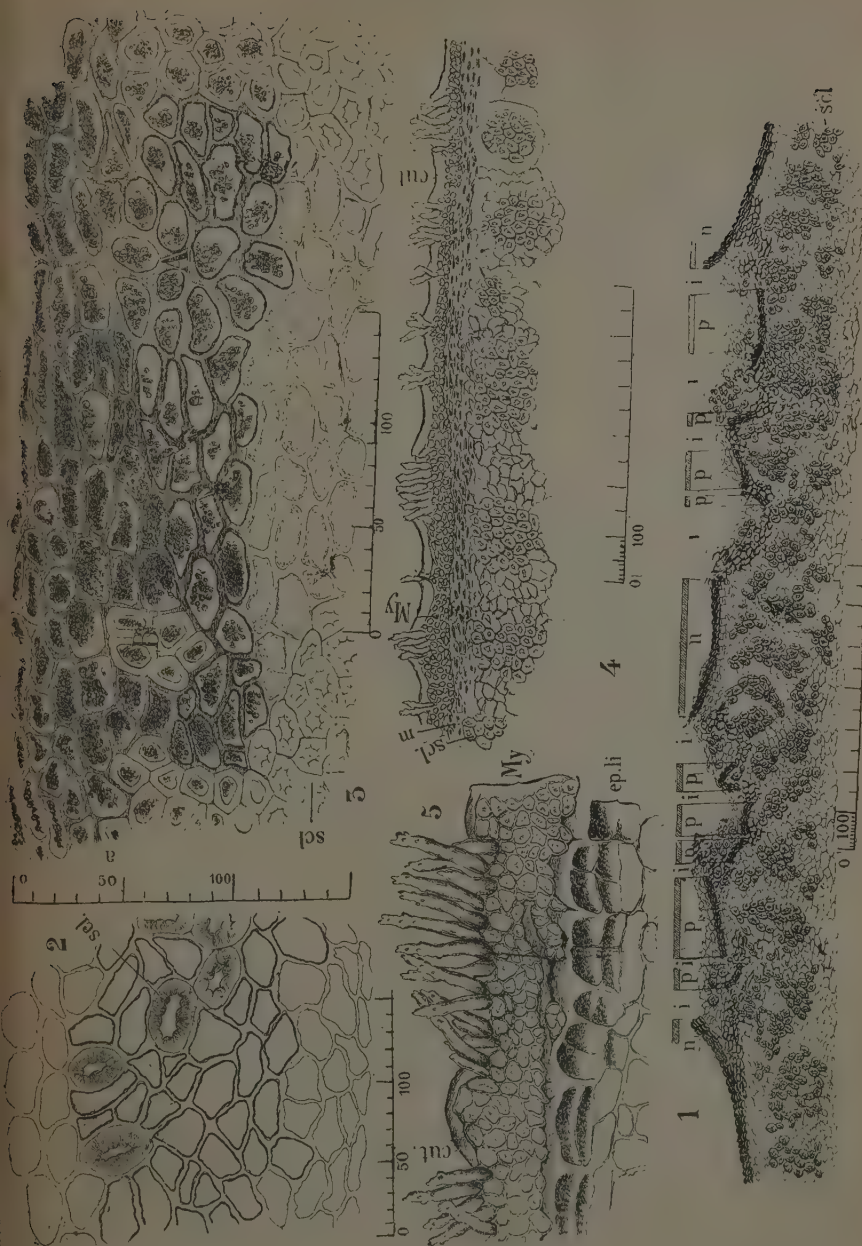
Fusicladium dendriticum



Fusicladium pyrinum

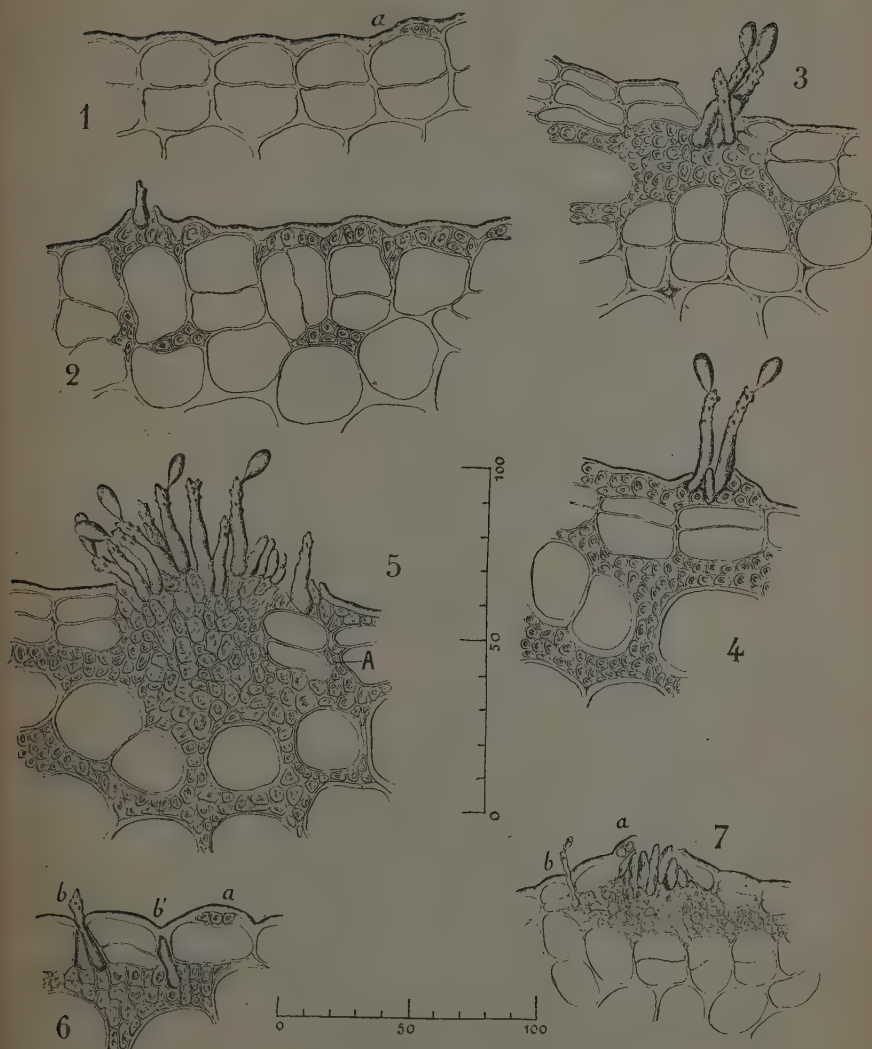


Fusicladium pyrinum



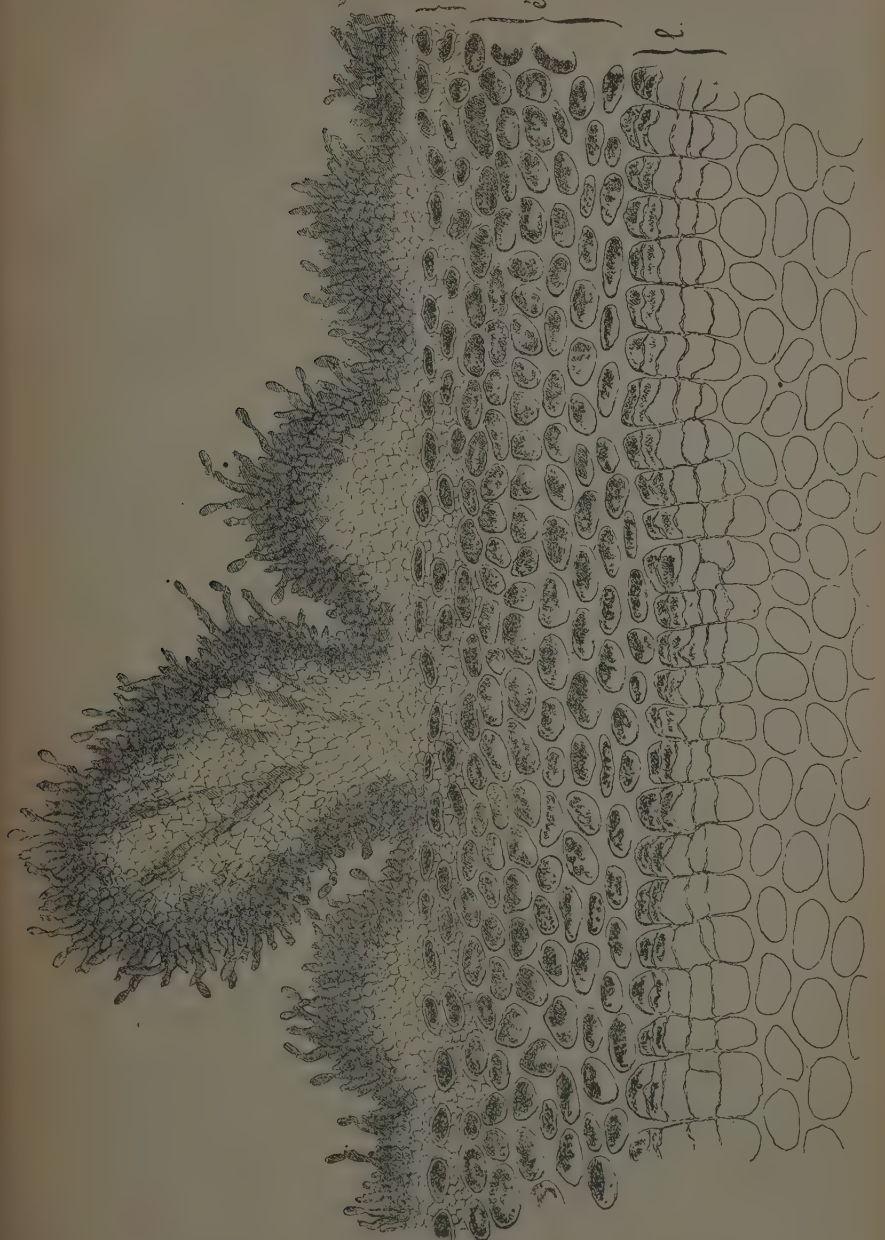
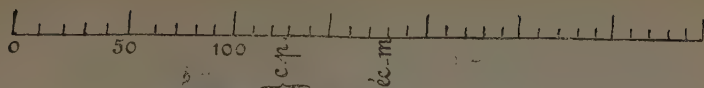
Fusicladium pyrinum

PLANCHE XXVIII

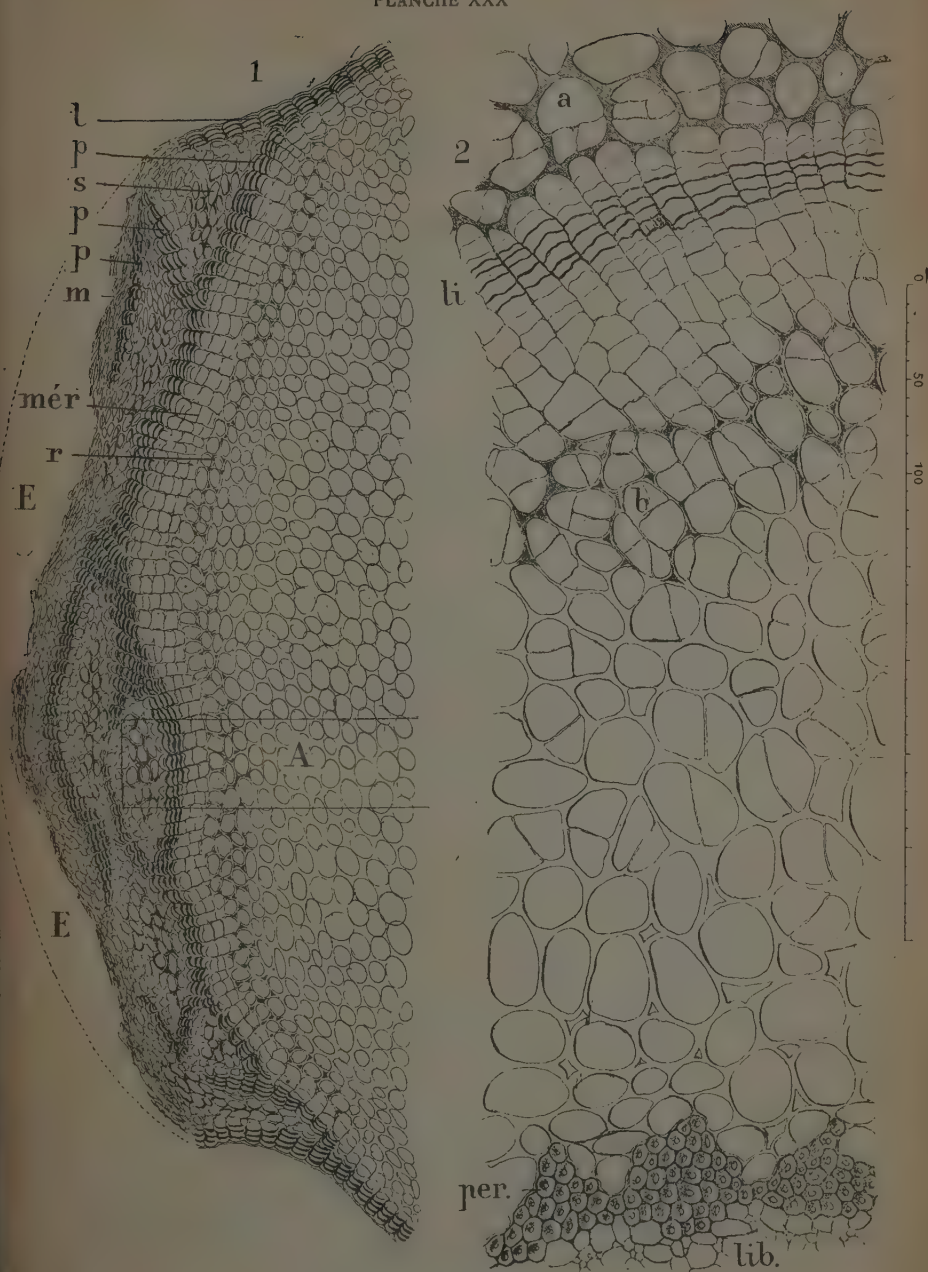


Fusicladium pyrinum

PLANCHE XXIX

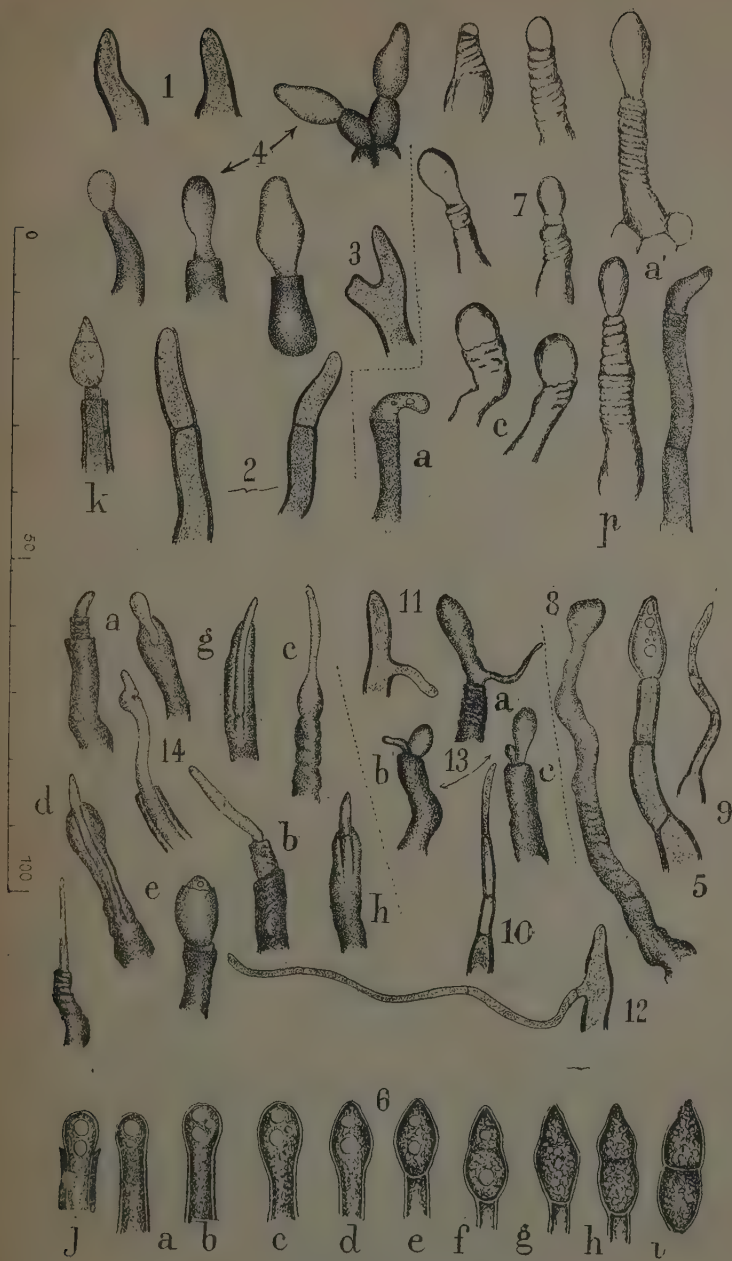


Fusicladium pyrinum



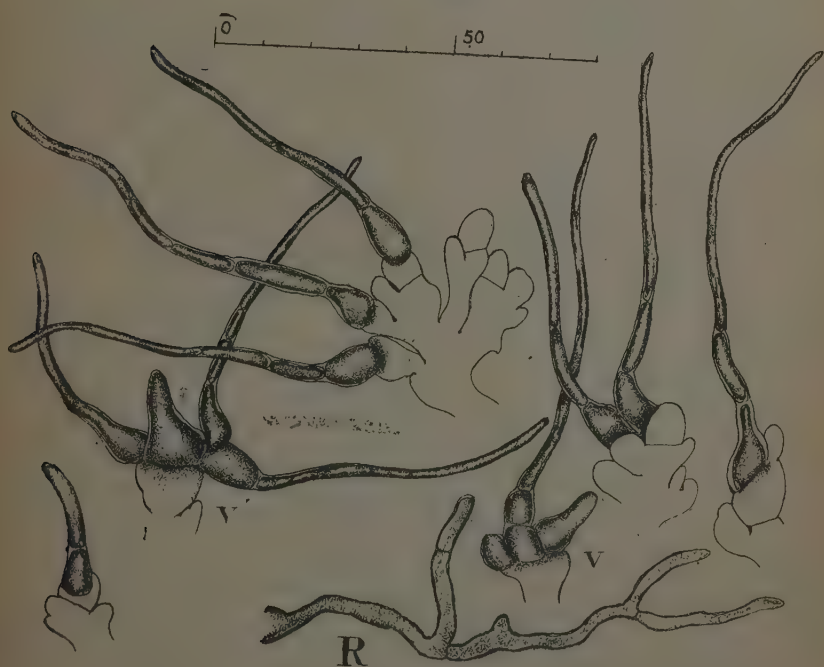
Fusicladium pyrinum

PLANCHE XXXI



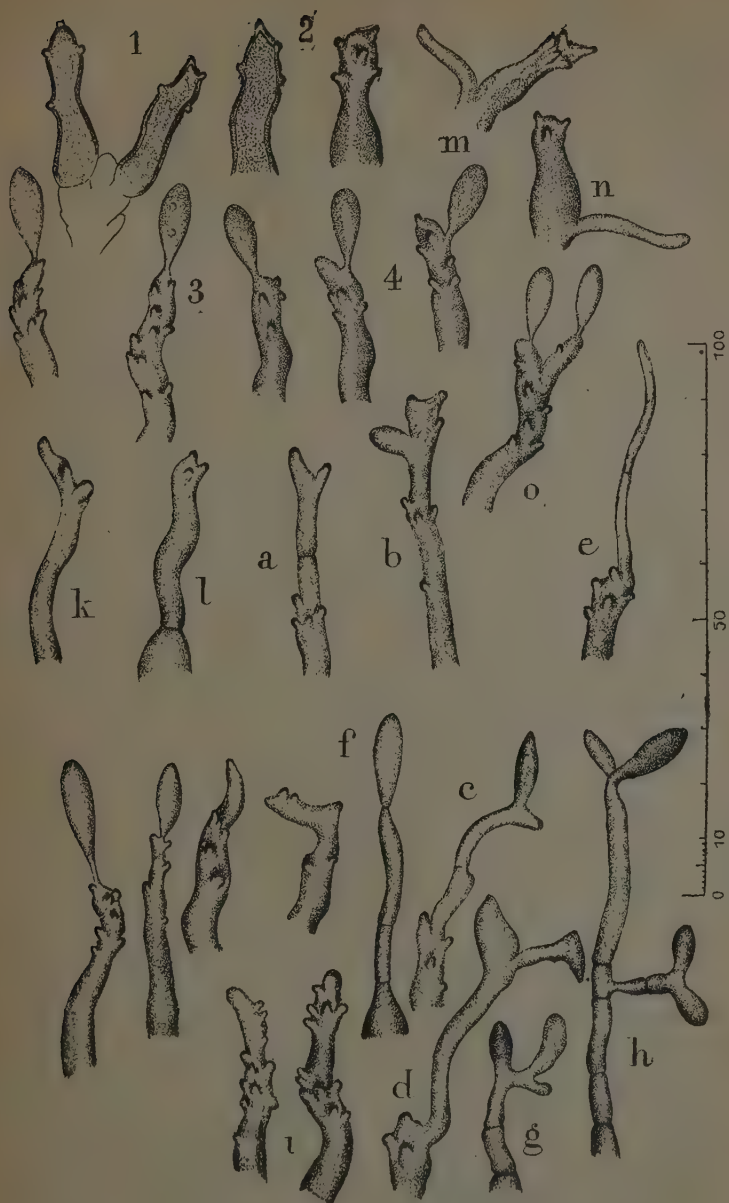
Fusicladium dendriticum

PLANCHE XXXII



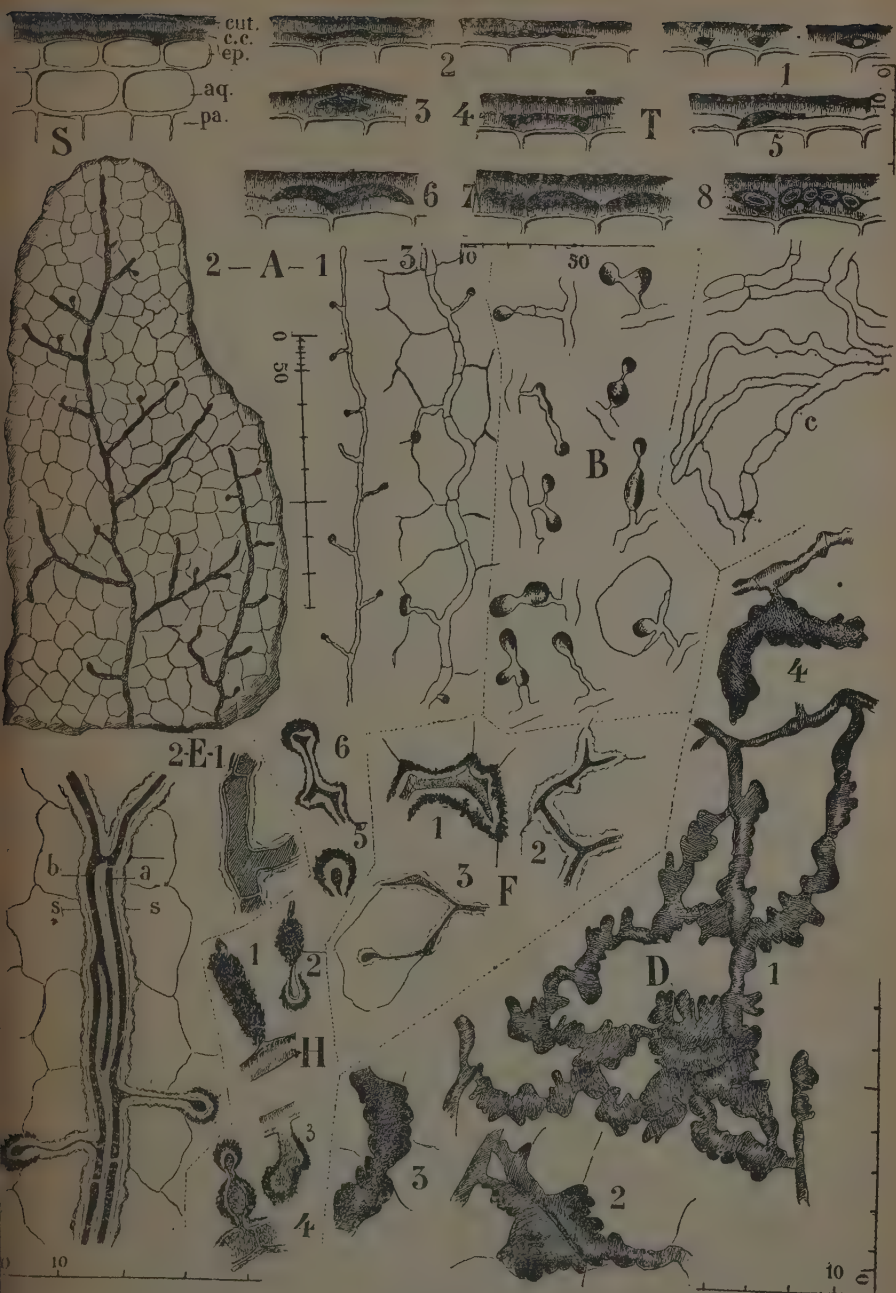
Fusicladium pyrinum

PLANCHE XXXIII



Fusicladium pyrinum

PLANCHE XXXIV



Cuticularia llicis

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I. (*Cycloconium æleoginum*).

- Fig. 1. — Portion périphérique d'un jeune thalle (a points de fructification.)
- 2 et 3. — a. b. c. Extrémités mycéliennes très grossies.
 - 4. — m. n. Portions de thalle de recouvrement complet.
 - 5 et 6. — Coupes de feuilles envahies. (f. fibres de soutien ; li. liège ; e² cellules aquifères sous-épidermiques ; m. membrane interépidermique.
 - 7. — Mycélium vu de profil sur coupe transversale.
 - 8. — Filaments mycéliens isolés coupés transversalement.
 - 9 et 10. — Filaments mycéliens associés.
 - 11. — Une extrémité fertile. (a. ampoule conidigène, sp. spore.
 - 12. — Extrémité fertile My coupée transversalement.
 - 13. — Lambeau d'épiderme montrant le percement de la cuticule s. par les fructifications.

PLANCHE II. (*Guignardia Bidwelli*).

- Fig. 1 et 2. — Jeunes thalles vus en entier.
- 3. — Influence directe des cellules épidermiques supranerviennes.
 - 4, 5, 6. — Sommités mycéliennes isolées.
 - 7. — Début de corallisation.
 - 8. — Ramifications mycéliennes sur le flanc d'une cellule.
 - 9. — Portion terminale de mycélium avec sa gaine.
 - 10. — Portion de thalle adulte réticulé (c. points de contact de rameaux a ; p. points de pénétration.
 - 10 bis. — Portion de la région précédente vue sur un plan inférieur. Le fossé est seul visible, mais les portions pénétrantes p. se dessinent nettement.
 - 11. — Mycélium variqueux.
 - 12. — Mycélium en cordon.
 - 13. — Ramifications mycéliennes dans leurs rapports avec les cloisons épidermiques.
 - 14, 15, 16. — Pseudo-anastomoses. (c. points de contact des rameaux a.)
 - 17. — Pénétration subterminale p..
 - 18. — Pénétration terminale p.

PLANCHE III. (*Venturia circinans*)

(Divers aspects du mycélium).

- Fig. 1, 2, 3, 4, 9, 11, 12, 13, face supérieure.
- 6, 7, 8. — Face inférieure.
 - 10. — Pétiole.

- 14 à 19. — Palmettes et productions coralloïdes.
- 20. — Germination des spores.
- 21. — Rapports du mycélium avec les poils (a.) et les stomates.

PLANCHE IV. (*Venturia circinans*).

Fig. 1, 2, 3, 4. — (a. b.) Coupes transversales du limbe de *Géranium rotundifolium*.

- 5. — Coupe passant au voisinage d'un périthèce.
- 6. — (a. Mycélium au-dessus du collenchyme nervien ; b. au-dessus du pétiole ; c. première pénétration.)
- 7. — Pénétration au-dessous du collenchyme.
- 8. — Descente de filaments associés.
- 9. — Descente de filaments isolés (en b, mycélium intraépidermique).
- 10. — (a. b. Mycélium profond en relation avec mycélium superficiel ; c. coupe tangentielle des palissades.)
- 11. — (a. extrémités mycéliennes au fond d'une cellule épidermique ; b. percement du plancher épidermique ; c. d. pénétration à partir du mycélium superficiel.) Les autres dessins s'appliquent à des coupes faites vers le milieu de l'épaisseur de l'épiderme.
- 12. — Aspects des extrémités mycéliennes.
- 13. — Pénétration du filament germinatif.

PLANCHE V. (*Stigmatea Robertiani*).

Fig. 1, 2. — Sommités mycéliennes normales.

- 3. — Recouvrement des cellules épidermiques.
- 4. — Thalle entier avec son périthèce. (1/2 schem)
- 5, 6. — Palmellisation des extrémités.
- 7. — Rapports du mycélium avec les stomates.
- 8. — Portion de thalle adulte sur pétiole.
- 9, 10. — Jeunes filaments sur pétiole.
- 11. — Coupe transversale de l'épiderme envahi.

PLANCHE V bis (*Fusarium Hordearium*)

A. Coupes transversales montrant la localisation du thalle.

Fig. 1, 2. — Corrosion de la membrane cellulosique au-dessus des nervures

- 3. — a. Extension en surface (limbe) ; b. rupture de la cuticule par un stroma fructifère (au-dessus d'une nervure.)
- 4. — a. b. Stromas sous-cuticulaires.
- 5. — Soulèvement et rupture r. de la cuticule par des filaments isolés. (Coupe correspondant à fig. 1, pl. VII.)
- 6. — Mycélium sous la cuticule a et sous la couche cuticulaire b.
- 7. — Coupes de gaines (portions saines). cut. cuticule, cc couche cuticulaire ; c. cel, couche cellulosique.

B. — Coupes dans la gaine.

Fig. 1. — Action chimique et mécanique de filaments isolés.

- 2. — Couche cellulosique déchiquetée (après action de l'eau de Javel).
- 3. — Marche de la corrosion.
- 4. — Terme extrême de la corrosion.
- C. — Fig. 1, 2, 3. — Aplatissement des cellules épidermiques.
- 5. — Dislocation de l'épiderme (gaine).
- D. — Invasions précoces (coupe de la gaine).
- Fig. 1. — Extrême début (fig. correspondant à la fig. 2. pl. VII).
- 2. — Soulèvement et rupture de la couche externe cuticulo-cellulosique.

PLANCHE VI. (*Fusarium Hordedarii*)

- Fig. 1, 2, 3, 4. — Mycélium entre les cellules du parenchyme foliaire
a. mycélium, e. endoderme d'une nervure scl. sclérénchyme supranervien.
- 5. — Filament mycélien *My* logé dans les méats et envoyant des rameaux dans l'épaisseur des membranes.
- 6. — Mycélium développé en pseudo-parenchyme.
- 7. — Kystes mycéliens internes.
- 8 et 9. — a. b. c. d. Mycélium autour des stomates ; p. points de pénétration verticale.
- 10. — Appareil sporifère (a. à m.)

PLANCHE VII. (*Fusarium Hordearium*)

(Débuts du mycélium)

- Fig. 1. — a. b. Coupes tangentielles correspondant à fig. 5, de planche V bis (feuilles âgées).
- 2. — Coupe tangentielle correspondant à fig. D (planche V bis) (feuilles très jeunes).
- 3 à 8. — Marche habituelle de jeunes filaments mycéliens.

PLANCHE VIII. (*Fusarium Hordearium*)

- Fig. 1, 2, 3, 4. — Formation des chapelets mycéliens aux dépens du mycélium du début.
- 5. — Portions de chapelets parallèles.
- 6, 7, 8. — Evolution des chapelets (voir schéma au-dessous).
- 9, 10, 11, 12. — Influence directrice des cellules épidermiques.
- 13. — Thalle abortif (comme mycélium filamenteux de fig. 1 (pl. VII).

PLANCHE IX (*Marsonia Rosæ*).

- Fig. 1, 2. — a. b. c. d. e. Aspects divers du jeune mycélium.
- 3, 4. — Pseudorhizomorphes.
- 5, 6. — a. b. c. Pseudoanastomose.
- 7. — a. b. Palmettes supranerviennes.
- 8. — Développement des acervules.
- 9. — Détail des filaments mycéliens.
- 10. — a. b. c. Coupes transversales des aînes fructifères.
- 11. — Développement des spores.

PLANCHE X. (*Marsonia Rosæ*)

- A. Fig. 1 à 5. — Coupes transversales de l'épiderme montrant la distribution des filaments mycéliens ; p. poche supraépidermique développée par clivage ; e. cellule issue du cloisonnement tangentiel de l'épiderme ; s. prolongement intraépidermique.
- 6, 7, 8. — Coupes faites en avant des extrémités mycéliennes pour montrer la digestion préalable.
- 9 à 12. — Mycélium développé au sein des cloisons épidermiques verticales.
- B. — Section tangentielle de l'épiderme montrant le mycélium intracellulaire.
- B1, B2, B3. — Relation du mycélium intraépidermique avec le mycélium interne. Les cellules épidermiques sont représentées ouvertes (coupe optique).
- B4. — Trajet des filaments mycéliens au sein de la membrane constituant le plancher de l'épiderme.
- C. — Section tangentielle des cellules épidermiques montrant les filaments mycéliens à l'intérieur des cloisons verticales ; p. section des filaments ; s. prolongements latéraux intracellulaires.
- D. — Coupe transversale de feuille montrant le mycélium profond.
- E. — Portion de cellules épidermiques très grossies montrant l'évolution du mycélium interne (accidentel.)

PLANCHE XI. (*Myceloderma cuticularis*)

A. — Mycélium superficiel.

1. Portion terminale d'un filament ; 2. Réseau ; 3. Réseau avec filaments articulaires et filaments clairs (de pénération) ; 4. Pycnide ; 5. Appareil conidien ; 6. Réseau superficiel et thalle profond (incolore) ; 7. Relation de filaments bruns avec le thalle profond ; 8. Dilatation terminale perforatrice ; 9. Dilatation intercalaire.

B. — Taches vues à un faible grossissement.

1. Une tache entière avec réseau superficiel ; 2. Portion de tache avec réseau superficiel et amas stromatique sous-cuticulaire ; 3. Périphérie d'une tache montrant la stromatisation périphérique et l'orientation radiale.

C. — Morphologie du thalle sous-cuticulaire.

1. Portion grossie d'un des amas stromatiques de la fig. B2 ; 2. Ses terminaisons arbusculeuses ; 3. Portion grossie d'une masse stromatique évoluant à l'extérieur en mycélium brun conidifère ; 4. Longs filaments unis à une masse stromatique ; 5. Filaments logés dans les dépressions intercellulaires ; 6, 7. Petits amas stromatiques réunis par des filaments ; 8. Portion grossie d'une lame rayonnante ; 9, 10, 11. Palmettes supraépidermiques ; T. filament interne prolongeant un filament.

PLANCHE XII. (*Myceloderma cuticularis*).

A. — Aspects divers du mycélium sous-cuticulaire.

1. Début, irrégulière corrosion sous la lamelle cuticulaire externe ;

2 et 3. Jeunes filaments intracuticulaires ; 4. Groupe de filaments incolores ; 5 et 6. *a.* Filaments bruns, *b.* filaments clairs ; 7. Lame à gros filament axial ; 8. Gros filaments clairs du type 4 (pl. XI.) ; 9. Filaments bruns et clairs avec étiement des piliers cuticulaires ; 10. Plaque supracollenchymateuse à gros éléments ; 11 et 12. Deux types de stromas ; 13. Dislocation verticale des cellules épidermiques.

B. — Pycnides.

C. — Mycélium profond.

D. — Réaction défensive (cloisonnement transversal des palissades).

PLANCHE XIII. (*Fusicladium Pruni*).

Fig. 1. — Coupe transversale d'une prune saine (*cu.* cuticule ; *cc.* couche cellulosique).

— 2 à 13. — Evolution du mycélium (4, *cu.* cuticule ; *dec.* zone de décutinisation par le mycélium *my* ; *dig.* intervalles en voie de digestion ; *cc.* couche cellulosique. 2. s. cellules épidermiques légèrement subérifiées.

— 14. — A. B. C. Modes divers de réaction. (*li.* liège ; *su.* cellules supérieures subérifiées).

— 15. — B. Jeunes conidiophores vus de profil. A. Articulation des conidiophores ; C. filaments fertiles après la désarticulation.

— 16. — A. Un conidiophore en place ; B. Aspect des conidiophores et des spores ; C. Conidiophores fortement grossis ; D. Spores en place et détachées.

PLANCHE XIV. (*Fusicladium Pruni*).

Fig. 1. — Mycélium incolore jeune (facies habituel).

— 1 bis. — Une portion de 1 à un fort grossissement.

— 2. — Mycélium incolore au stade de recouvrement.

— 2 bis. — A. B. C. Mycélium pénétrant.

— 3. — Filaments incolores chevauchant.

— 4. — Pourtour du mycélium arrivé au stade 2.

— 5, 6, 7. — Mycélium brun articulaire.

— 8. — Passage du mycélium incolore au mycélium brun.

— 8 bis. — Ramification en cyme.

— 9. — Mycélium variqueux des jeunes fruits.

— 9 bis. — Cloisonnement normal des cellules épidermiques *a.* *b.* *c.*

— 10. — A. B. Mycélium cuticulaire à 2 degrés d'enkystement.

PLANCHE XV. (*Fusicladium pyramum*)

Fig. 1. — Mycélium végétatif du début (feuille).

— 2. — Mycélium fertile de la face supérieure (*v.* filaments végétatifs ; *f.* terminaisons fructifères.)

— 3. — Même mycélium sur la face inférieure.

— 4. — Mycélium végétatif sur fruits.

PLANCHE XVI. (*Fusicladium dendriticum*).

Fig. 1. — Fragment du jeune thalle sur la face inférieure de la feuille.

— 2. — Fragment du jeune thalle sur la face supérieure de la feuille.

— 3 à 10. — Développement des fructifications (début).

PLANCHE XVII. (*Fusicladium pyrinum*).

- A. — (1 à 5.) Influence de l'orientation des cellules épidermiques sur la forme et la ramification du mycélium.
B. (1 à 8.) — Portions grossies des extrémités fertiles.

PLANCHE XVIII. (*Tavelures*).

- A. (1 à 12.) — (*Fusicladium dendriticum*).
B. (1 à 9.) — (*Fusicladium pyrinum*).

PLANCHE XIX. (*Tavelures*).

- A. — *Fusicladium dendriticum* (1 et 5 limbe, 2 pétiole, 3 et 4 fruit).
B. — 1 à 5. *Fusicladium pyrinum* (fruit).

PLANCHE XX. (*Tavelures*).

Mycélium interne du fruit (après enkystement).

- Fig. 1. — *Fusicladium pyrinum*.
— 2 à 8. — *Fusicladium dendriticum* (sur fig. 3. fructifications développées c.)

PLANCHE XXI. (*Tavelures*).

Coupes transversales de feuilles montrant l'hypertrophie, le cloisonnement et la formation du liège de réaction.

(1, 2, 6, 7, 8. Pommier ; 3, 4, 5. Poirier.)

- Fig. 1. — Feuille de pommier saine.
— 2. — Feuille de pommier malade, comparer les palissades A.B.C.
— 2 a. — Palissades de 2. à un fort grossissement.
— 3 et 4. — Face inférieure de feuilles de poirier (l. lacunes, ox. oxalate de ca.
— 5. — Portions de cellules lacuneuses du poirier montrant les boutons cellulotiques du côté de la lacune l.
— 6 et 7. — Portions supranerviennes de feuilles de Pommier saines et malades. (A. cellules collenchymateuses comparables ; coll. collenchyme, fib. pér. fibres péricycliques.
— 8. — Portion grossie du collenchyme sous-épidermique dans une nervure malade. A. cellules étirées et cloisonnées de la 2^e rangée.

PLANCHE XXII. (*Tavelure de la Pomme*).

A. B. C. D. E. — Types de structure de la pomme.

Fig. 1 à 7. — Dispositions diverses du mycélium superficiel.

PLANCHE XXIII. (*Tavelure de la Pomme*).

Fig. 1. — Formation du liège au-dessous d'un amas de pseudoparenchyme.

- 2. — Formation de liège sur le pourtour de la région intéressée par le mycélium my.
— 3 à 6. — Détails de la réaction (3.a. cellules externes à lignifica-

tion angulaire ; *b.* lignosubérisation sans cloisonnement ; *c.* liège ; *d.* liège lignifié. — 4, 5, 6. — *a.* cellules externes lignifiées ; *b.* liège ; *c.* liège lignifié ; *d.* méristème ; *li.* cellules lignifiées au-dessous du mycélium *My.*

PLANCHE XXIV. (*Tavelure de la Pomme*).

Fig. 1 à 4. — Coupes transversales intéressant l'ensemble de la tache. (*st. my.* stroma mycélien ; *cut.* cuticule ; *li.* région lignifiées ; *c.* cellules mortes sans réaction ; *a.* région d'expansion mycélienne.

PLANCHE XXV. (*Tavelure de la Poire*).

Coupes transversales superficielles (1, 2, 3.) et profondes (4.)

Fig. 1. Stroma vertical ou massif (A. rupture de la cuticule ; B. un conidiophore sortant isolément.)

— 2. — Stroma stratifié (*cut.* cuticule, *con.* conidiophores. *My.* mycélium ; *cm.* cellules mortes ; *scl.* sclérites.

— 3. — Stroma superficiel (au-dessous liège de défense.)

— 4. — Stroma de pénétration *my.* (*li.* liège de réaction, *s.* région de deuxième réaction, subérification sans cloisonnement ; *g.* gouttelettes grasses.

PLANCHE XXVI. (*Tavelure de la Poire*).

Fig. 1. — Coupe transversale de l'ensemble d'une tache.

— 2 et 3. — Stroma périphérique corrodant l'épiderme et devenant intracellulaire.

— 4. — Formation du liège. (fig. correspondant à la fig. 3 de la pl. précédente. A. région centrale de rupture.

PLANCHE XXVII. (*Tavelure de la Poire*).

Fig. 1. — Coupe transversale de l'ensemble d'une tache dans un fruit très scléreux (*scl.* sclérites ; *n.* liège normal ; *p.* liège de réaction (arcs interrompus) ; *i.* intervalles plus ou moins subérifiées.

— 2. — Portion grossie d'une de ces intervalles *i.*

— 3. — Portion inférieure du mycélium en l'absence de formation de liège. (A. B. région de jeunes sclérites arrêtés dans leur différenciation.

— 4. — Coupe d'une plage tavelée sans réaction (*my.* mycélium. *cut.* cuticule ; *m.* cellules mortes ; *scl.* sclérites.

PLANCHE XXVIII.

(Coupes transversales de rameaux de Poirier attaqués par le *Fusicladium pyrinum*).

PLANCHE XXIX.

Portion de stroma de *Fusicladium pyrinum* sur rameau (*cp.* cellules

disloquées par le mycélium ; *éc.m.* écorce morte ; *l.* liège de réaction.

PLANCHE XXX. (*Tavelure du Poirier. — Tige.*)

Fig. 1. — Coupe transversale montrant la différenciation successive d'arcs de liège *p.* venant finalement constituer une lame unique (*l.* liège normal ; *mér.* méristème général ; *r.* région inférieure à lignification angulaire ; *m.* cellules mortes sans réaction ; *s.* cellules lignifiées supérieures au liège de réaction ; *E.* région de desquamation limitée par le pointillé.

— 2. — Portion A. grossie de la fig. précédente (*li.* liège ; *a.* cellules externes lignifiées ; *b.* cellules internes lignifiées ; *pér.* péricycle ; *lib.* liber.

PLANCHE XXXI.

Conidiophores et spores du *Fusicladium dendriticum*.

PLANCHE XXXII.

Conidiophores et spores du *Fusicladium pyrinum*. La moitié inférieure de la planche représente des exemples de retour à l'état végétatif.

PLANCHE XXXIII.

Conidiophores du *Fusicladium pyrinum*.

PLANCHE XXXIV. (*Cuticularia Ilcits*).

Fig. 5. — Coupe transversale de feuille saine ; *cut.* cuticule ; *c.c.* couche cuticulaire ; *ép.* épiderme ; *aq.* cellules aquifères ; *pa.* parenchyme palissadique.

— T. — 1 à 8. — Coupes transversales montrant la localisation du mycélium.

— A. — 1, 2, 3. — Jeunes filaments mycéliens faiblement grossis.

— B. — Diversité des ampoules suçoirs.

— C. — Portion du réseau formé par le mycélium âgé.

— D. — 1, 2, 3, 4. — Mycélium adulte variqueux.

— E. — 1, 2. — Portions fortement grossies du mycélium filamenteux. (*a.b.* filaments associés ; *s.* gaine générale.

— F. — 1, 2, 3. — Détail des extrémités mycéliennes.

— H. — 1 à 6. — Détail des ampoules suçoirs ?

TABLE DES MATIÈRES

	Planches	Figures	Pages
INTRODUCTION. — Historique.....			5
— Technique.....			11
CHAP. I. — <i>Cycloconium æleoginum</i> Cast...	I		15
A. Introduction.....			15
B. Coupes transversales.....			16
C. Coupes tangentielles.....			20
D. Mycélicum inférieur.....			23
E. Fructifications.....			25
F. Action sur les Tissus.....			26
G. Résumé.....			32
CHAP. II. — <i>Guignardia Bidwelli</i> (Ell) Viala et Ravaz.....	II		34
A. Historique.....			34
B. Développement du Myce- lium.....			35
C. Action sur les tissus.....			40
D. Résumé.....			43
CHAP. III. — <i>Venturia circinans</i> (Fr.) Sacc...	III, IV		45
A. Caractères extérieurs.....			45
B. Développement du thalle superficiel.....			47
C. Pénétration.....			53
D. Progression du Mycelium.....			54
E. Influence des Poils et des Stomates.....			58
F. Mycélium profond.....			59
G. Action sur les tissus.....			60
H. Résumé.....			61
CHAP. IV. — <i>Stigmatea Robertiani</i> Fr.....	V		63
A. Introduction.....			63
B. Développement du mycé- lium dans le limbe.....			64
C. Développement du mycé- lium dans le pétiole.....			67
D. Résumé.....			69
CHAP. V. — <i>Fusarium Hordearium</i> sp. nov..	Vbis à VIII		70
A. Introduction.....			70
B. Caractères extérieurs.....			70
C. Coupes transversales.....			71
D. Mycélium profond.....			73
E. Coupes tangentielles.....			77
F. Fructifications.....			83
G. Résumé.....			86
Diagnose.....			87

CHAP. VI. — <i>Marsonia Rosæ</i> (Bon) Br. et Cav.	IX, X	88
A. Caractères extérieurs.....		88
B. Coupes tangentiellles.....		90
C. Fructification.....		95
D. Coupes transversales.....		99
E. Progression du mycélium.....		103
F. Résumé.....		105
CHAP. VII. — <i>Myceloderma cuticularis</i> nov.		
g. nov. sp.....	XI, XII	1, 2 107
A. Caractères extérieurs.....		107
B. Thalle extérieur.....		107
C. Thalle interne.....		
1. Coupes transversales..		109
2. Coupes tangentiellles..		112
D. Mycélium profond.....		116
E. Action sur les tissus.....		117
F. Résumé.....		118
Diagnose.....		119
CHAP. VIII. — <i>Fusicladium Pruni</i> sp. nov...	XIII, XIV	121
A. Caractères extérieurs.....		121
B. Coupes transversales.....		122
C. Coupes tangentiellles.....		124
D. Fructifications.....		131
E. Action sur les tissus.....		133
F. Résumé.....		136
Diagnose.....		137
CHAP. IX. — <i>Fusicladium pyrinum</i> et <i>dendriticum</i> (Wallr.) Fuck (Tavelure du Poirier et du Pommier)...	XV à XXXIII	3 à 30 139
§ 1. Considérations préliminaires.....		139
§ 2. Etude générale du mycélium.....	XV à XX	3 à 10 141
§ 3. Etude de la Tavelure dans la feuille.....	XXI	11 à 14 167
§ 4. Etude de la Tavelure dans le fruit.....		179
A. Pomme.....	XXII à XXIV	15 à 17 179
B. Poire.....	XXV à XXVIII	191
§ 5. Etude de la Tavelure dans la tige.....		201
A. Poirier.....	XXVIII à XXX	18 à 24 201
B. Pommier.....		25 à 29 213
§ 6. Fructifications.....		221
A. <i>Fusicladium dendriticum</i>	XXXI	221
B. <i>Fusicladium pyrinum</i>	XXXII, XXXIII	30 225
§ 7. Résumé.....		229
CHAP. X. — <i>Cuticularia Illicis</i> nov. ?.....	XXXIV	235
A. Introduction.....		235
B. Coupes transversales.....		236
C. Coupes tangentiellles.....		238
D. Résumé.....		247

RÉSUMÉ GÉNÉRAL. — A. Situation du thalle..		249
— B. Caractères du Mycé- lium		250
— C. Vie subcuticulaire et vie intracuticulaire...		251
— D. Mode de progression du mycélium.....	31, 32	251
— E. Morphologie compa- rée du thalle.....		257
— F. Action sur les tissus de l'hôte et réaction protectrice.....	33	267
CONCLUSIONS		270
EXPLICATION DES PLANCHES		277



